

TURUN YLIOPISTO

Varhaisen näköaivokuoren transkraniaalinen
magneettistimulaatio vaikuttaa näköhavaintoon
dikotomisesti, kaikki-tai-ei-mitään -periaatteella

Inari Harjuniemi
Pro Gradu -tutkielma
Psykologian ja logopedian laitos
Psykologia
2019

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu Turnitin Originality Check -järjestelmällä.

HARJUNIEMI, INARI: Varhaisen näköaivokuoren transkraniaalinen magneettistimulaatio vaikuttaa näköhavaintoon dikotomisesti, kaikki-tai-ei-mitään -periaatteella.

Pro Gradu –tutkielma, 39 s.

Psykologia

1/2019

Aikaisempien tutkimusten perusteella on havaittu, että varhaisen näköaivokuoren (V1/V2) transkraniaalinen magneettistimulaatio (TMS) heikentää huomattavasti näköhavaintoa, kun pulssit annetaan noin 60–120 ms visuaalisen ärsykkeen ilmestymisestä. Ei kuitenkaan ole varmuutta siitä, miten TMS vaikuttaa näköärsykkeen havaitsemiseen. TMS voi ehkäistä havainnon synnyn kokonaan tai vain heikentää sitä asteittaisesti. Tämän tutkimuksen ensimmäisessä osassa selvitettiin, estääkö TMS näköhavainnon synnyn dikotomisesti, vai heikentääkö se vain havainnon laatua asteittaisesti. Tutkimuksessa oli 12 koehenkilöä, joiden varhaisen näköaivokuoren toimintaa häirittiin kuudessa eri aikaikkunassa. Koehenkilöt tekivät tarkkuutta vaativaa tehtävää, jossa heille esitettiin satunnaisessa orientaatiokulmassa oleva kohdeärsyke, Landolt-C. Tämän jälkeen koehenkilöiden tuli asettaa nähty testiärsyke mahdollisimman samaan asentoon ja arvioida kuinka hyvin he olivat nähneet ärsykkeen Perceptual Awareness -skaalalla (PAS). Saadusta aineistoista mallinnettiin arvaustodennäköisyys ja virheen keskihajonta Mixture Modelingin avulla. Arvaustodennäköisyys kertoi siitä kuinka suurella todennäköisyydellä koehenkilö arvasi vastauksen. Virheen keskihajonta taas kuvasi havainnon tarkkuutta. TMS-kokeen mukaan varhaisen näköaivokuoren häiritseminen vaikutti arvaustodennäköisyyteen ja koehenkilöiden subjektiivisiin kokemuksiin, eli siihen kuinka hyvin he kokivat nähneensä ärsykkeet. TMS:n vaikutus oli dikotominen, eli se vaikutti havaintoon kaikki-tai-ei-mitään periaatteen mukaisesti joko eliminoiden sen kokonaan tai se ei vaikuttanut havaintoon ja sen tarkkuuteen lainkaan. Eroja virheen keskihajonnassa ei havaittu, eli TMS esti havainnon synnyn kokonaan. Lisäksi tutkimuksessa tutkittiin kontrastin vaikutusta koehenkilöiden havainnon laatuun. Tutkimuksen toisessa osassa koehenkilö tekivät vastaavaa tehtävää kuin ensimmäisessä, mutta havainnon häirintä tapahtui varioimalla ärsykkeen kontrastia. Kontrastikokeen tarkoitus oli selvittää, vaikuttaako kontrasti havaintoon samalla vai eri tavalla kuin TMS ja onko Mixture Modeling -menetelmä tarpeeksi herkkä mittaamaan myös asteittaista vaihtelua. Tutkimusten toisessa osassa kontrastin heikentäminen kasvatti havaintovirheen hajontaa, mikä tarkoittaa sitä, että kontrastin variointi vaikutti ei-dikotomisesti havainnon tarkkuuteen. Tulosten perusteella voidaan todeta, että Mixture Modeling sopii ei-dikotomisen vaihtelun mittaamiseen, ja että TMS vaikuttaa havaintoon eri mekanismein kuin kontrastin variointi.

Asiasanat: TMS, kontrasti, varhainen näköaivokuori, V1, Mixture Modeling, havaitsemisen, tietoisuus, Perceptual Awareness Scale

Sisällysluettelo

1. Johdanto	1
1.1 Visuaalisen informaation prosessointi aivoissa	2
1.1.1 Eteenpäin suuntautuvaan tiedonkäsittelyyn perustuva malli	3
1.1.2 Eteen- ja taaksepäin suuntautuvaan tiedonkäsittelyyn perustuvat mallit	4
1.2 Transkraniaalinen magneettistimulaatio	6
1.3 TMS varhaisen näköaivokuoren tutkimuksessa.....	7
1.3.1 Klassinen suoritustason pudotus varhaisella näköaivokuorella	8
1.3.2 Muut varhaisen näköaivokuoren häirinnästä johtuvat pudotukset	10
1.3.3 Suoritustason nousu	11
1.4 Mixture Modeling	12
1.5 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit	13
2. Menetelmät	15
2.1 Tutkittavat.....	15
2.2 TMS	16
2.3 Ärsykkeet.....	17
2.4 Kokeen kulku.....	18
2.5 Aineiston analyysi	21
2.6 Kontrastin vaikutus arvaustodennäköisyyteen ja virheen keskihajontaan	22
3. Tulokset	22
3.1 TMS:n vaikutus havaintoon varhaisella näköaivokuorella.....	22
3.1.1 Subjekttiivinen kokemus	23
3.1.2 Arvaustodennäköisyydet	24
3.1.3 Vastauksen virheen keskihajonta	26
3.1.4 Pearsonin korrelaatiot	27
3.2 Kontrastin vaikutus arvaustodennäköisyyteen ja koehenkilöiden tekemän virheen määrään	29
4. Pohdinta	31
4.1 Keskeiset tulokset	31
4.2 Keskeisten tulosten suhde aikaisempiin tutkimustuloksiin	32
4.3. Keskeisten tulosten suhde eri tietoisuusteorioihin	34
4.4 Luotettavuuden arviointi ja jatkotutkimuksen tarve.....	36
4.3 Yhteenveto.....	39
Lähteet	40

1. Johdanto

Näköhavainnon syntymiseen liittyviä mekanismeja on tutkittu paljon viime vuosikymmenien aikana (de Graaf, Koivisto, Jacobs, & Sack, 2014). Näköhavainnon syntymisen tutkimuksissa on usein käytetty *transkraniaalista magneettistimulaatiota* (TMS), joka tarjoaa mahdollisuuden saada kausaalista tietoa eri aivoalueiden osallistumisesta kognitiivisiin toimintoihin, kuten visuaaliseen tiedonkäsittelyyn. Vaikka varhaisen näköaivo-kuoren (V1/V2) TMS:n on aikaisemmin huomattu heikentävän näköhavaintoa (Amassian ym, 1989; de Graaf, Koivisto, Jacobs, & Sack, 2014), ei vielä tiedetä, vaikuttaako se ärsykkeen havaitsemiseen estäen havainnon synnyn vai vain heikentäen havainnon tarkkuutta asteittaisesti. Tämän tutkimuksen tarkoituksena on selvittää, vaikuttaako varhaisen näköaivo-kuoren transkraniaalinen magneettistimulaatio (TMS) havaintoon dikotomisesti, eli siten, että ärsyke havaitaan joko kokonaan tai ei ollenkaan. Dikotomisesta vaikutuksesta käytetään tässä tutkimuksessa myös termiä kaikki-tai-ei-mitään-periaate. Vaihtoehtoisesti TMS voi vaikuttaa ärsykkeen havaitsemiseen myös vain heikentämällä havainnon tarkkuutta asteittaisesti.

Yleensä havaintopsykologisissa varhaisen näköaivo-kuoren TMS-tutkimuksissa on käytetty tilannetta, jossa koehenkilö valitsee valmiiksi annettujen vaihtoehtojen väliltä mielestään oikean vaihtoehdon. Tällaisissa tilanteissa muuttuja on dikotominen, eli koehenkilön antama vastaus on joko täysin oikein tai täysin väärin. Tämän tyyppisten kokeiden perusteella on mahdotonta sanoa, pyyhkiikö TMS havainnon pois kokonaan vai vaikuttaako se vain osittain havainnon laatuun.

Tutkimus koostuu kahdesta osasta. Ensimmäisessä osassa häiritään varhaisen näköaivo-kuoren normaalia visuaalista tiedonkäsittelyä TMS:n avulla samalla, kun koehenkilö tekee tarkkuutta vaativaa tehtävää. Tutkimuksen jälkimmäisessä osassa selvitetään ovatko tulokset spesifisiä TMS:lle, vai saadaanko samankaltaisia tuloksia myös muilla vaikeasti havaittavilla ärsykkeillä. Aikaisempien tutkimusten perusteella TMS:n vaikutusmekanismit saattavat johtua siitä, että TMS lisää aivoihin aivoihin *kohinaa*. Tämä kohina ehkäisisi ärsykesignaalin erottumisen ja täten johtaisi siihen, ettei havaintoa synny (Ruzzoli, Marzi, & Miniussi, 2010; Schwarzkopf, Silvanto, & Rees, 2011). Kontrastin vaihtelu taas voisi

vaikuttaa siihen kuinka voimakkaana signaali, eli viesti ärsykkeestä lähtee aivoihin (Zhang, Pham & Eckstein, 2006). Täten tulokset voisivat olla eri kokeissa erilaiset.

Tämän tutkimuksen ensimmäisessä osassa selvitetään TMS:n vaikutuksia havainnon laatuun käyttämällä jatkuvaa muuttujaa. Jatkovaa muuttujaa mittaava tehtävä, tässä yhteydessä testiärsykkeen kääntäminen samaan asentoon jossa kohdeärsykkeenä toimiva ns. Landolt-C esitettiin, mahdollistaa sen, että vastaus voi olla enemmän tai vähemmän oikein. Tutkimuksessa saatava tieto on siis aiempaa tarkempaa. TMS:llä tapahtuneen häirinnän vaikutuksia jatkuvaan muuttujaan mallinnetaan tutkimuksessa Mixture Modelingin (Suchow, Brady, Fougne & Alvarez, 2013) avulla. Mixture Modeling on pääasiassa työmuistitutkimuksissa käytetty mallinnusmenetelmä, jonka avulla voidaan laskea esimerkiksi todennäköisyys, jolla tutkittava arvasi vastauksen. Tällä tavoin voidaan erottaa havainnon dikotomisuus ja tarkkuus (engl. *precision*). Näiden avulla voidaan päätellä miten TMS vaikuttaa varhaisen näköaivokuoren tiedonkäsittelyyn.

Vaikka TMS:n vaikutuksista havainnon laatuun ei ole tietoa, on kontrastin havaitsemisen huomattu vaikuttavan havaitsemiseen asteittaisesti (Baker, Meese & Hess, 2008; Bex, Mareschal, & Dakin, 2007; ; Zhang, Pham & Eckstein, 2006). Tämän perusteella voidaan päätellä, että mikäli häirinnässä käytetään TMS:n sijasta kontrastin variointia, tulokset eivät välttämättä olisi dikotomiset. Todisteeksi siitä, että Mixture Modeling pystyy havaitsemaan asteittaiset vaihtelut, toteutettiin tutkimuksen toinen osa ensimmäistä osaa vastaavalla menetelmällä. Toisessa osassa havaitsemisen häirintä toteutettiin TMS:n sijasta varioimalla kontrastia. Toisen tutkimuksen koeasetelmassa tutkittavan tuli niin ikään kääntää testiärsyke, Landolt-C, mahdollisimman oikeaan orientaatiokulmaan, mutta kohdeärsykkeen kontrasti vaihteli eri tilanteissa.

1.1 Visuaalisen informaation prosessointi aivoissa

Visuaalisen informaation prosessointi tapahtuu pääasiassa *näköaivokuorella* (visual cortex), joka sijaitsee takaraivolohkon takaosassa (Brodmannin alueet 17, 18 ja 19). Näkö-

aivokuori koostuu primääristä näköaivokuoresta (striate cortex), eli V1:stä sekä sitä ympäröivistä näköinformaatiota käsittelevistä alueista (extrastriate cortex), joita kutsutaan nimillä V2, V3, V4 ja MT (eli V5). Tässä tutkimuksessa keskitytään varhaiseen näköaivokuoreen (V1/V2). V1 sijaitsee calcarine-uurteessa, Brodmannin alueella 17:ta. TMS kuitenkin vaikuttaa laajempaan alueeseen, joten V1:een kohdistettujen pulssien vaikutus ylettyy myös V2:lle (Salminen-Vaparanta, Noreika, Revonsuo, Koivisto & Vanni, 2012b). Siksi tässä tutkimuksessa puhutaan pelkän V1:n sijasta TMS:n vaikutuksista varhaiseen näköaivokuoreen..

Sen pääasiallisiin tehtäviin kuuluu yksinkertaisen näköinformaation käsittely niin, että vasemmalla puolella näkökenttää näytetyt ärsykkeet käsitellään oikeassa aivopuoliskossa (*kontralateraalilla* puolella), ja oikealla puolella näytetyt ärsykkeet käsitellään pääasiassa vasemmalla puolella (*ipsilateraalilla* puolella). Vastaavasti calcarine-uurteen yläosa vastaa alanäkökenttään esitettyjen ärsykkeiden käsittelystä ja alaosa vastaa ylänäkökenttään näytettyjen ärsykkeiden käsittelystä.

Tarkempia visuaalisen informaation prosessointia koskevia teorioita on olemassa useita, eikä esimerkiksi visuaalisen tietoisuuden kokemuksen ajoittumisesta tiedonkäsittelyssä, tai edes eri tiedonkäsittelyvaiheiden roolista olla yksimielisiä. Esittelen seuraavaksi näistä teorioista keskeisimpiä.

1.1.1 Eteenpäin suuntautuvaan tiedonkäsittelyyn perustuva malli

Hubelin ja Wieselin klassisen hierarkkisen mallin (Hubel & Wiesel, 1962; Hubel & Wiesel, 1968) mukaan visuaalisen informaation prosessointi tapahtuu *eteenpäin suuntautuvien yhteyksien* (engl. feedforward connection) kautta. Tällä tarkoitetaan sitä, että alemman tasoiset hermosolut lähettävät tietoa korkeamman tasoisesta tiedonkäsittelystä vastaaville hermosoluille.

Malli perustuu kissoilla ja apinoilla tehtyihin yksittäissolurekisteröinteihin. Yksittäissolurekisteröintiä avulla varhaiselta näköaivokuorelta on löydetty kolmen tasoisia soluja:

yksinkertaisia soluja (engl. simple cells) (Hubel & Wiesel, 1962), jotka vastaavat yksinkertaisen näköaistitiedon prosessoinnista ja aktivoituvat vain esimerkiksi ärsykkeenä käytetyn viivan ollessa tietyssä orientaatiokulmassa; *monimutkaisia soluja* (engl. complex cells), jotka reagoivat yksinkertaisten solujen lähettämään informaatioon; sekä *monimutkaisimpia soluja* (engl. Hypercomplex cells), jotka vastaavat monimutkaisia soluja korkeatasoisemmasta näköaistitiedon prosessoinnista. (Hubel & Wiesel, 1968). Monimutkaisten solujen reagoiessa esimerkiksi tiettyyn suuntaan tapahtuvaan liikkeeseen, monimutkaisimmat solut saattavat reagoida vain tietyn kokoisen kappaleen liikkua tiettyyn suuntaan tai sen ollessa juuri oikeassa orientaatiokulmassa.

1.1.2 Eteen- ja taaksepäin suuntautuvaan tiedonkäsittelyyn perustuvat mallit

Nykytiedon valossa vain eteenpäin suuntautuviin yhteyksiin perustuva malli on liian yksinkertainen. Esimerkiksi Bullier, McCourt ja Henry (1988) ovat tutkimuksissaan onnistuneet aiheuttamaan aktivaation V1:llä pelkästään aktivoimalla V2:n näköalueiden hermosoluja. Mikäli tiedonkulku tapahtuisi vain alemmilta aivoalueilta ylemmille, tämän ei pitäisi olla mahdollista. Hermosolujen väliset yhteydet eivät siis voi olla pelkästään eteenpäin suuntautuvia, vaan joukossa on oltava myös *taaksepäin suuntautuvia* (engl. *feedbackward*) yhteyksiä, jotka vievät tietoa korkeamman tasoista alueilta matalatasoisemmille alueille. Taaksepäin suuntautuvien yhteyksien rooli visuaalisessa tiedonkäsittelyssä on kuitenkin epäselvä, ja sen merkityksestä tiedonkäsittelyssä on olemassa useita teorioita.

Lammen mallin (Lamme & Roelfsema, 2000; Lamme, 2003) mukaan tietoa prosessoidaan pääasiassa kahdessa vaiheessa. Ensimmäinen, *eteenpäin suuntautuva vaihe* (engl. *feedforward sweep*) vastaa ärsykkeiden pääpiirteiden hahmottamisesta, mutta on liian yksinkertainen vastatakseen monimutkaisemmista visuaaliseen havaitsemiseen liittyvistä prosesseista kuten tietoisuudesta. Tietoisuuden kokemus syntyisikin *toistuvan prosessoinnin* (engl. *recurrent processing*) aikana, jolloin sekä saman tasoisten hermosolujen väliset yhteydet että taaksepäin suuntautuvat yhteydet ovat aktiivisina.

Teorian mukaan noin 50–60 millisekuntia (ms) ärsykkeen ilmestymisen jälkeen informaatio saavuttaa varhaisen näköaivokuoren (Lamme & Roelfsema, 2000; Vanni ym

2004). Varhaisella näköaivokuorella aktivoituvat aluksi hierarkkiset, eteenpäin suuntautuvat yhteydet matalamman tasoista informaatiota käsitteleviltä aivoalueilta kohti korkeampitasoista informaatiota käsitteleviä aivoalueita. 60–80 ms ärsykkeen ilmestymisen jälkeen aktivaatio leviää sekundäärisille näkö tietoa käsitteleville aivoalueille (Lamme, 2003). Teorian mukaan tässä kohtaa ärsykkeen prosessointi on edelleen tiedostamatonta. Noin 100–150 ms ärsykkeen ilmestymisen jälkeen eteenpäin suuntautuva vaihe on tullut päätökseen ja saavuttanut korkeimman tasoista näköinformaatiota käsittelevät aivoalueet. Samanaikaisesti alempitasoilla alueilla on alkanut *toistuva prosessointi*. Toistuva prosessointi koostuu sekä saman tasoisten hermosolujen välisten yhteyksien, että taaksepäin suuntautuvien yhteyksien aktivoitumisesta. Lammen teorian mukaan toistuvan prosessin tehtävä on sitoa näköärsykkeen eri piirteitä yhteen ja erottaa kuvio sen taustasta, ja synnyttää tietoinen näkemisen kokemus.

Hochsteinen ja Ahissarin (2002) käänteisen hierarkian malliin perustuen Campana ja Tallon-Baudry (2013) ehdottavat, että havaitessa aluksi syntyisi *karkea subjektiivinen visuaalisuuden kokemus* (engl. *initial visual subjective experience*) tiedonkäsittelyn eteenpäin suuntautuvan vaiheen lopussa, eli kun prosessoitava informaatio saapuu ensimmäistä kertaa korkeammille visuaalista tietoa käsitteleville alueille. Karkealla subjektiivisella visuaalisuuden kokemuksella Campana ja Tallon-Baudry tarkoittavat suunnilleen samaa asiaa kuin Hochstein ja Ahissar (2002) puhuessaan *vilkaisulla näkemisestä* (engl. *vision at glance*). Vilkaisulla näkemisellä tarkoitetaan laajojen kokonaisuuksien, kuten metsän, näkemistä ilman, että huomiota kiinnitetään kokonaisuuden yksityiskohtiin, kuten puihin. Yksityiskohtien hahmottaminen tapahtuisi tarvittaessa tiedonkäsittelyn taaksepäin suuntautuvassa vaiheessa rikastaen varhaisen vaiheen kokemusta yksityiskohdilla.

Lammen (Lamme & Roelfsema, 2000; Lamme, 2003) sekä Campanan ja Tallon-Baudryn (2013) mallien keskeinen ero on siinä, missä kohtaa tiedonkäsittelyä tietoinen näkökokemus syntyy. Lammen mukaan kokemus syntyy toistuvan prosessin vaiheen aikana, kun taas Campanan ja Tallon-Baudryn mukaan tietoinen kokemus syntyy eteenpäin suuntautuvan vaiheen lopussa, mutta tarkentuu taaksepäin suuntautuvassa vaiheessa.

1.2 Transkraniaalinen magneettistimulaatio

Visuaalisen tiedonkäsittelyn tutkimuksessa on keskeistä selvittää, missä aikaikkunassa tiedonkäsittelyä mikäkin aivoalue osallistuu näköhavainnon ja tietoisuuden kokemuksen tuottamiseen. Tämä on keskeistä, jotta voidaan estimoida missä tiedonkäsittelyn vaiheessa tietoisuuden kokemus syntyy. Yksi tapa tutkia sitä, missä kohtaa tiedonkäsittelyä kokemus syntyy, on transkraniaalinen magneettistimulaatio (TMS).

TMS on lähes 30 vuotta käytössä ollut tapa häiritä aivojen toimintaa kallon läpi nopeasti muuttuvan magneettikentän avulla (Wassermann, Epstein, & Ziemann, 2008; de Graaf, Koivisto, Jacobs, & Sack, 2014). Häirintä tapahtuu päätä vasten asetetun käämin avulla. Käämissä tapahtuvat magneettikentän muutokset indusoituvat aivoihin, jossa ne vaikuttavat väliaikaisesti hermosolujen toimintaan. Vielä ei tiedetä tarkkaa selitystä sille, miten TMS vaikuttaa aivojen toimintaa. On esitetty, että TMS lisää aivoihin ”kohinaa” joka haittaa tarkan havainnon syntymistä, tai että TMS estää aivovaurion tavoin hermoimpulsien etenemisen. Mikäli TMS vaikuttaa lisäämällä kohinaa, on kohinan lisääntymisen ajateltu vaikuttavan aivojen *signaali-kohina-suhteeseen* siten, ettei signaali, eli hermosolusta toiseen etenevä viesti, enää erottuisi TMS:n myötä lisääntyneestä kohinasta. Tutkimusten valossa kohinateoria vaikuttaisi paikkansa pitävämmältä (Ruzzoli, Marzi, & Miniussi, 2010; Schwarzkopf, Silvanto, & Rees, 2011).

TMS-pulssi kestää alle millisekunnin, mutta sen vaikutukset hermokudoksessa saattavat näkyä jopa sekuntien ajan (Moliadze, Zhao, Eysel, & Funke, 2003). Magneettipulseja voidaan antaa erivahvaisina. Voimakkaimpien magneettipulssien vaikutukset hermokudokseen kestävät pidempään ja vaikuttavat laajemmin myös stimuloitavan alueen viereisiin alueisiin. Tarkkuus, jolla pulssi saadaan tähdättyä haluttuun kohtaan, riippuu TMS:ssä käytetyn käämin muodosta (Wassermann, Epstein, & Ziemann, 2008), sekä tavasta jolla määritetään mihin kohtaan pulssit annetaan (de Graaf, Koivisto, Jacobs, & Sack, 2014). Valtaosa käytössä olevista käämeistä on joko ympyrän tai kahdeksikon muotoisia. Nykyään kahdeksikon muotoiset ovat laajemmin käytössä, sillä ne mahdollistavat rajatumman alueen stimuloinnin. Tästä huolimatta vain yhden aivoalueen stimulointi kerrallaan TMS:llä on lähes mahdotonta, sillä monesti magneettikenttä indusoituu myös stimuloitavien alueiden lähialueille (Salminen-Vaparanta, Noreika, Revonsuo, Koivisto, &

Vanni, 2012; Thielscher, Reichenbach, Uğurbil, & Uludağ, 2010; Koivisto, Railo, & Salminen-Vaparanta, 2011). Toisaalta myös aivoalueiden välisten anatomisten yhteyksien takia muidenkin kuin stimuloitavan alueen toiminta saattaa häiriintyä (Kammer, Puls, Erb, & Grodd, 2005). Tästä syystä tässä tutkimuksessa puhutaan pääasiassa TMS:n vaikutuksista varhaiseen näköaivokuoreen, vaikka pulssit kohdennetaan V1:lle.

TMS:n menetelmälliset ongelmat liittyvät pääasiassa siihen, että se saattaa aiheuttaa tutkittavissa lihasten nykimistä, silmien räpsähtelyä, muita sensorisia tuntemuksia sekä tutkittavan huomion puoleensa vetävää napsahtavaa ääntä (Duecker, de Graaf, Jacobs, & Sack, 2013). Nämä saattavat häiritä koetehtävien tekemistä, minkä vuoksi niiden vaikutus tulee kontrolloida esimerkiksi antamalla pulsseja alueelle, jonka ei pitäisi osallistua tutkittavaan toimintaan. Tässä tutkimuksessa kontrollointi tehtiin tilanteilla, jossa TMS-pulssit annettiin sille aivopuoliskolle joka ei osallistunut tiedonkäsittelyyn.

1.3 TMS varhaisen näköaivokuoren tutkimuksessa

Mikäli eteen- ja taaksepäin suuntautuvaan prosessointiin liittyvät teoriat pitävät paikkansa, varhaisen näköaivokuoren TMS-tutkimuksissa pitäisi ilmetä kaksi aikaikkunaa, jossa pulssien antaminen näköaivokuorelle häiritsee visuaalisesta tehtävästä suoriutumista. Ensimmäinen suoriutumistason *pudotus* (engl. *dip*) johtuisi siitä, että TMS häiritsee eteenpäin suuntautuvaa tiedonkäsittelyä. Jälkimmäinen pudotus taas johtuisi taaksepäin suuntautuvan prosessoinnin häiriintymisestä.

Näitä suoriutumistason pudotuksia on varhaisen näköaivokuoren TMS-tutkimuksissa löydetty muutamia. Selkein pudotus tapahtuu noin 100 ms kohdeärsykkeen ilmestymisen jälkeen (Amassian ym, 1989). Tästä pudotuksesta käytetään nimitystä *klassinen suoritus-tason pudotus*. Muita löydettyjä pudotuksia tapahtuu mm. 30 ms (Corthout, Uttl, Walsh, Hallett & Alan 1999) ja 200 ms ärsykkeen ilmestymisen jälkeen (Camprodon, Zohary, & Brodbeck, 2010). Lisäksi on löydetty muutamia ns. *negatiivisia pudotuksia* (Corthout, Uttl, Juan, Hallett, & Cowey, 2000). Negatiivisillä pudotuksilla tarkoitetaan suoritustason

pudotusta, joka ilmenee kun TMS-pulssi annetaan varhaiselle näköaivokuorelle ennen kuin näköärsyke on esitetty.

Nämä pudotukset ovat usein linjassa sen kanssa, kuinka hyvin henkilö kokee nähneensä ärsykkeen (de Graaf, Cornelsen, Jacobs, & Sack, 2011). Tässä tutkimuksessa kokemuksesta käytetään nimitystä subjektiivinen tietoisuudenkokemus. Subjektiivisen tietoisuudenkokemuksen arviointiin tutkimuksissa käytetään yleensä joko kaksiportaista arviointiasteikkoa (näin/en nähnyt) tai neliportaista Perceptual Awareness Scale (PAS) -arviointiasteikkoa (Ramsøy & Overgaard, 2004). PAS-skaalaa käytettäessä koehenkilö arvioi näkikö hän ärsykkeen selvästi, melko selvästi, näki jotain, vai ei ollenkaan. Tässä tutkimuksessa subjektiivista kokemusta arvioidaan PAS-skaalalla.

1.3.1 Klassinen suoritustason pudotus varhaisella näköaivokuorella

Amassian kollegoineen (1989) löysi klassisen suoritustason pudotuksen jo ensimmäisessä varhaisen näköaivokuoren TMS-tutkimuksessa. Sitten tämä noin 100 ms ärsykkeen ilmestymisen jälkeen esiintyvä pudotus on toistettu useasti, mutta sen tarkan ajoituksen ja keston on raportoitu vaihtelevan eri tutkimuksissa. Pudotuksen kestoon näyttäisi vaikuttavan mm. intensiteetti, jolla TMS-pulssit on annettu (Beckers & Hömberg, 1991; Kammer, Puls, Strasburg, Hill, & Wichmann, 2005). Tarkkaan ajoittumiseen taas saattaa vaikuttaa mm. ärsykkeen taustan luminanssi (Kammer, Puls, Strasburg, Hill, & Wichmann, 2005) sekä kohdeärsykkeen monimutkaisuus (de Graaf, Goebel, & Sack 2012; Koivisto, Railo, & Salminen-Vaparanta, 2011). Tämän takia pudotuksen yleisenä aikaikkunana voidaankin pitää noin 60–140 ms ärsykkeen ilmestymisestä (de Graaf, Koivisto, Jacobs, & Sack, 2014).

Klassisen pudotuksen on tulkittu heijastavan joko eteen- tai taaksepäin suuntaavaa vaihetta tiedonkäsittelyssä, teoriasta riippuen. Jos ajatellaan, että noin 30 ms pudotus (ks. luku 1.3.2) kuvaa tiedonkäsittelyn eteenpäin suuntautuvaa vaihetta, tällöin klassinen suoritustason pudotus kuvaisi tiedonkäsittelyn jälkimmäistä vaihetta. Jos taas ajatellaan, että

noin 200 ms pudotus kuvaisi taaksepäin suuntautuvaa vaihetta, niin klassinen suoritustason pudotus kuvaisi tiedonkäsittelyn eteenpäin suuntautuvaa vaihetta.

Kumpaakaan edellä mainituista pudotuksista (200 ms ja 30 ms) ei ole kuitenkaan saatu systemaattisesti toistettua kahdeksikon muotoisella kelalla (de Graaf, Koivisto, Jacobs, & Sack, 2014). Mikäli 30 ms pudotus kuvaisi tiedonkäsittelyn eteenpäin suuntautuvaa vaihetta, sen pitäisi olla teoriassa helpommin toistettavissa kuin taaksepäin suuntautuvan vaiheen pudotuksen. Näin on siksi, että kaikki tieto syötetään aina eteenpäin, mutta vain osa tiedosta palaa takaisin alemmille aivoalueille. Toisaalta ajatus siitä, että eteenpäin suuntautuvan vaiheen pudotus näkyisi vasta 100 ms:n tienoilla, ei sovi aikaisempiin tutkimuksiin, joiden mukaan näkö tiedon käsittely tapahtuisi varhaisella näköaivokuorella noin 50–60 ms ärsykkeen näyttämisen jälkeen (Lamme & Roelfsema, 2000; Vanni ym 2004). Tutkimusten mukaan informaatio saavuttaa korkeimman tasoista tietoa prosessoivat aivoalueet jo noin 90 ms ärsykkeen näyttämisen jälkeen (Boehler, Schoenfeld, Heinze & Hopf, 2008; Koivisto, Mäntylä, & Silvanto, 2010), eli keskellä klassista suoritustason pudotusta.

Ajatus siitä, että klassinen suoritustason pudotus kuvaisi jompaakumpaa vaihetta saattaa-kin olla liian yksinkertainen. Pudotus itsessään saattaa pitää sisällään sekä eteen- että taaksepäin suuntautuvat vaiheet (de Graaf, Herring, & Sack, 2011; Koivisto, Railo, & Salminen-Vaparanta, 2011). Tällöin pudotuksen alkuosa, noin 60–90 ms asti, kuvaa eteenpäin suuntautuvaa vaihetta ja jälkimmäinen osa taaksepäin suuntautuvaa vaihetta. Tiedonkäsittelyn alkuosan on ajateltu olevan relevantti sekä tietoisien että tiedostamattoman prosessoinnin kannalta. Kontekstilla, ärsykkeen monimutkaisuudella tai tehtävyydellä ei olisi tässä vaiheessa niin suurta merkitystä. Jälkimmäinen osa taas määrittäisi visuaalisen tietoisuuden tarkan sisällön (Koivisto, Railo, & Salminen-Vaparanta, 2011) ja olisi riippuvaisempi esimerkiksi tarkkaavaisuudesta (de Graaf, Goebel, & Sack 2012). Klassisen pudotuksen jakautuminen kahteen osaan saa tukea myös Emmanouilta, Aviganilta, Persuhilta ja Rolta (2013), jotka TMS-tutkimuksessaan huomasivat, että *salienttien ominaisuuksien* (tässä yhteydessä värin) prosessointi heikentyi klassisen pudotuksen alkupäässä, kun taas tarkkaavaisuutta vaativat tehtävät heikentyivät loppupäässä. Myös Hurme, Koivisto, Revonsuo ja Railo (2017) arvioivat pudotusten eri osilla olevan eri tehtäviä. Heidän tutkimuksessaan varhaisen näköaivokuoren häirintä pudotuksen alkupäässä,

60 ms kohdalla, vaikutti sekä ärsykkeen tietoiseen että tiedostamattomaan prosessointiin. Klassisen pudotuksen loppuosan, eli yli 90 ms ärsykkeen ilmestymisestä, häirintä taas vaikutti pelkästään tietoiseen havaitsemiseen.

1.3.2 Muut varhaisen näköaivokuoren häirinnästä johtuvat pudotukset

Muita varhaisen näköaivokuoren häirinnästä johtuvia pudotuksia on löydetty muun muassa noin 200 ms kohdalla, noin 30 ms kohdalla sekä ennen kohdeärsykkeen näyttämistä (ns. *negatiiviset pudotukset*).

Joissain tutkimuksissa on löydetty selkeästi klassisesta pudotuksesta erillinen, myöhäinen TMS:n aiheuttama, noin 200 ms kohdalla tapahtuva suoritustason pudotus (Camprodon, Zohary, & Brodbeck, 2010). Pudotuksen tarkka ajoittuminen eri tutkimuksissa vaihtelee 160 ja 300 ms välillä. Vaikka alun perin 200 ms pudotuksen on ajateltu kuvaavan taaksepäin suuntautuvaa prosessointia, se ei itsessään välttämättä anna suoraa tukea taaksepäin suuntautuvaan tiedonkäsittelyyn perustuville tietoisuudenmalleille. Pudotus saattaisi esimerkiksi kuvastaa toista eteen- ja taaksepäin suuntautuvaa vaihetta ja ilmestyisi vain monimutkaisten ärsykkeiden käsittelyn yhteydessä (Dugué, 2011; Juan & Walsh, 2003; Koivisto & Silvanto, 2012; Koivisto, Railo, Revonsuo, Vanni, & Salminen-Vaparanta, 2011). Monimutkaisuudella tässä yhteydessä tarkoitetaan sitä, että koetehtävä vaatii tarkkaa tunnistamista, kuten linnun erottamista nisäkkäistä, ärsykkeen eri piirteiden sitomista tai sarjallista visuaalista etsintää. Tukea ajatukselle, että näkö tiedon myöhäisempi prosessointi varhaisella näköaivokuorella liittyisi tehtävän monimutkaisuuteen, antaa myös se, että pudotusta ei ole onnistuttu replikoimaan yksinkertaisilla ärsykkeillä (Jacobs, Goebel, & Sack, 2012; Koivisto & Silvanto, 2012; Railo & Koivisto, 2012).

Noin 30 ms kohdalla ilmenevän suoritustason pudotuksen olemassaolosta raportoi ensimmäisenä Corthout, Uttl, Walsh, Hallet ja Alan (1999). Pudotuksen aika-ikkunana voidaan pitää noin 20–40 ms ärsykkeen näyttämisen jälkeen. Tutkimuksissaan Corthout ja kumppanit käyttivät kuitenkin ympyrän muotoista käämiä, joka luo laajemman magneettikentän ympärilleen. Tämän lisäksi heidän otoskokonsa oli pieni, vain neljä koehenkilöä. Niin

ikään noin 30 ms pudotuksen replikoinnissa on ollut ongelmia (Salminen-Vaparanta, No-reika, Revonsuo, Koivisto, & Vanni, 2012). Ajatus 30 ms kohdalla ilmenevästä pudotuksesta on ristiriidassa neurofysiologisten mittausten kanssa, joiden perusteella aktivaatiota varhaisella näköaivokuorella alkaa vasta noin 50–60 ms ärsykkeen näyttämisen jälkeen (Lamme & Roelfsema, 2000; Vanni ym 2004).

Lisäksi joissain tutkimuksissa (Corthout, Uttl, Juan, Hallett, & Cowey, 2000) on löydetty muutamia erillisiä negatiivisia pudotuksia mm. –40 ms ja –10 ms suhteessa ärsykkeen alkuun. Corthoutin (Corthout, Uttl, Walsh, Hallett & Alan 1999; Corthout, Uttl, Juan, Hallett, & Cowey, 2000) tutkimuksiin liittyy kuitenkin sama ongelma: käytössä oli ympyrän muotoinen käämi ja koehenkilöitä vain neljä. Sittemmin negatiivinen pudotus on onnistuttu replikoimaan myös kahdeksikon muotoisella kelalla (de Graaf, Cornelsen, Jacobs, C, & Sack, 2011). TMS:n aiheuttamien silmienräpäytysten kontrolloinnin jälkeen jäljelle näyttäsi jäävän kuitenkin vain yksi negatiivinen pudotus, noin –10 ms kohdalla (Jacobs, de Graaf, & Sack, 2014). Tämän negatiivisen pudotuksen olemassaoloa on selitetty sillä, että TMS asettaisi varhaisen näköaivokuoren tilaan, jossa se on vähemmän vastaanottavainen uusille näköärsykkeille (de Graaf, Cornelsen, Jacobs, C, & Sack, 2011).

1.3.3 Suoritustason nousu

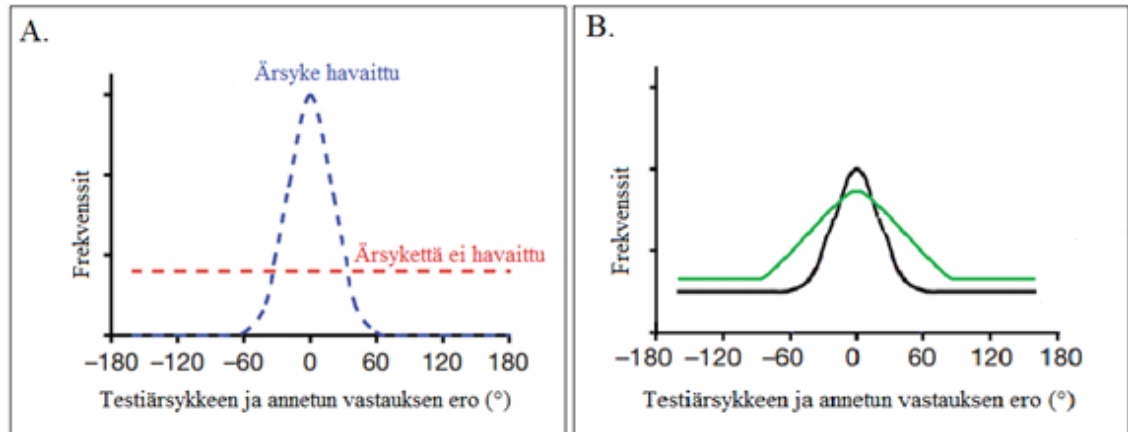
Matalalla intensiteetillä annettujen TMS-pulssien on havaittu parantavan yksinkertaisten ärsykkeiden havaitsemista. Esimerkiksi noin 100 ms ärsykkeen ilmestymisestä matalan intensiteetin TMS-pulssit mahdollistivat ärsykkeen havaitsemisen tilanteissa, joissa ärsyke olisi muuten liian heikko havaittavaksi (Schwarzkopf, Silvanto, & Rees, 2011; Abrahamyan, Clifford, Arabzadeh, & Harris, 2015). Lisäksi sekä 100 että 120 ms kohdalla annetut heikot TMS-pulssit paransivat ärsykkeiden välistä erottelutarkkuutta (Abrahamyan, Clifford, Arabzadeh & Harris, 2011). Samassa tutkimuksessa, samassa aikaikkunassa TMS-pulssien intensiteetin kasvattaminen suureksi johti suoritustason pudotukseen, kuten klassisessa pudotuksessa normaalisti tapahtuu. Abrahamyan, Clifford, Arabzadeh ja Harris (2011, 2015) arvelevat suoritustason nousun johtuvan siitä, että TMS-pulssit vahvistavat visuaalisesta ärsykkeistä syntyneitä hermoimpulsseja.

1.4 Mixture Modeling

Vaikka tietoa TMS:n vaikutuksista visuaalisen havaintoon varhaisella näköaivokuorella on jo kertynyt jonkin verran, vielä ei tiedetä tarkkaan miten TMS vaikuttaa havainnon laatuun. Havainnon laadun selvittämiseksi tässä tutkimuksessa sovelletaan Mixture Modeling -mallinnusta. Mixture Modeling on mallinnusmenetelmä, jonka avulla voidaan mallintaa esimerkiksi todennäköisyys, jolla koehenkilö on antanut arvatun vastauksen, ja mallintaa tarkkuus, jolla vastaus on annettu. Menetelmää on käytetty pääasiassa työmuistitutkimuksen puolella (Suchow, Brady, Fougny & Alvarez, 2013; Zhang & Luck, 2008; Asplund, Fougny, Zughni, Justin, & Marois, 2014; Harrison, Rajsic, & Wilson, 2016).

Perinteisesti näköhavaintotutkimuksissa on käytetty dikotomisia koetehtäviä, joissa vastaus on joko oikein tai väärin. Tämä ei kuitenkaan riitä, jos halutaan laadullista tietoa TMS:n vaikutuksista havainnon tarkkuuteen. Kun halutaan tutkia havainnon laatua tarkemmin, on parempi luokiteltujen muuttujien sijasta käyttää jatkuvaa muuttujaa. Tällöin annettua vastausta verrataan oikeaan vastaukseen ja mitataan niiden ero, eli virheen suuruus, käytännössä esimerkiksi niin, että koehenkilö valitsee värispektriltä kohdeärsykkeen värisävyä parhaiten vastaavan värin (Zhang & Luck, 2008; Asplund, Fougny, Zughni, Justin, & Marois, 2014) tai kääntää ärsykkeen samaan orientaatioon, missä havaintoärsyke esitettiin (Harrison, Rajsic, & Wilson, 2016).

Mikäli koehenkilö havaitsee näytetyt kohdeärsykkeet oikein, pitäisi annetuista vastauksista teoriassa muodostua normaalijakauma, jossa ärsykkeen ja annetun vastauksen välinen virhe jakautuu oikean vaihtoehdon ympärille (Kuva 1 A.) (Zhang & Luck, 2008). Mikäli koehenkilö ei havaitse ärsykeitä ollenkaan, tulisi teoreettisen jakauman muistuttaa tasajakaumaa, eli annetut vastaukset sijoittuisivat skaalalle tasaisesti. Käytännössä jakauma tulee kuitenkin olemaan jonkinlainen yhdistelmä tasajakaumaa ja korkeahuippuista jakaumaa. Jakauman muodosta voidaan Mixture Modelingin avulla mallintaa, miten esimerkiksi TMS-pulssit vaikuttaisivat havainnon laatuun, eli eliminoivatko ne havainnon kokonaan, vai heikentävätkö ne asteittaisesti havainnon tarkkuutta (Kuva 1 B).



Kuva 1. Teoreettinen esitys mahdollisista jakaumista. A. Kun koehenkilö havaitsee ärsykkeen, virhe havaintoärsykkeen ja vastauksen välillä on pieni. Kun koehenkilö ei havaitse ärsykettä, annettujen vastausten tulisi teoriassa noudattaa tasajakaumaa, jos koehenkilöiden tekemä virhe jakautuu satunnaisesti. B. Mixture Modeling -mallinnuksen avulla jakauman muodosta voidaan päätellä miten TMS vaikutti havaintoon. Jos annetun vastauksen ja ärsykkeen välisen virheen keskihajonta pysyy vakiona, ärsyke joko havaitaan kokonaisuudessaan tai ei ollenkaan. Jos virheen keskihajonta kasvaa, tarkkuus jolla ärsyke on havaittu, heikkenee. Tällöin lopputuloksena on alkuperäistä leveämpi jakauma.

1.5 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit

Tutkimuksen ensisijaisena tarkoituksena on selvittää, vaikuttaako varhaisen näköaivokuoren TMS eri vaiheessa tiedonkäsittelyä dikotomisesti, kaikki tai ei mitään -periaatteella, vaiko vain heikentäen havainnon tarkkuutta asteittaisesti. Vertailua tehdään eri aikaikkunoissa: 30 ms ennen ärsykkeen ilmestymistä, samaan aikaan ärsykkeen ilmestymisen kanssa tai 30/60/90/120 ms ärsykkeen ilmestymisen jälkeen.

Mahdollisen asteittaisen vaihtelun havaitsemiseksi tutkimuksessa käytetään jatkuvaa muuttujaa. Kohdeärsyke, Landolt-C, on rengas, jonka kehästä puuttui 1/5 kokoinen pala. Kohdeärsyke esitetään satunnaisessa orientaatioissa, ja koehenkilöiden tehtävänä on asettaa testiärsyke mahdollisimman tarkasti kohdeärsykettä vastaavaan asentoon. Tehtävän perusteella saadaan tietoa mm. siitä, missä asennossa testiärsyke oli, ja missä asennossa koehenkilö arveli sen olevan, eli voidaan mitata kvantitatiivisesti, kuinka paljon annettu vastaus poikkesi täysin oikeasta vastauksesta. Tämän tiedon pohjalta Mixture Modeling mallintaa arvaustodennäköisyyden ja vastauksen virheen keskihajonnan. Arvaustodennäköisyys kertoo siitä, millä todennäköisyydellä koehenkilö arvasi vastauksen, eli ei ollut

havainnut ärsyketä. Mallinnetulla virheen keskihajonnalla taas saadaan tieto koehenkilön antaman (mallinnuksen perusteella oikean) vastauksen ja kohdeärsykkeen välisestä eroista, eli kuinka tarkka havainto oli. Näiden mittareiden avulla voidaan päätellä heikentääkö TMS havainnon tarkkuutta, vai pyyhkiikö se dikotomisesti koko havainnon pois.

Tuloksia voidaan peilata myös Campanan ja Tallon-Baudryn (2013) tietoisuusteoriaan, ja niiden avulla voidaan myös pohtia teorian paikkaansapitävyyttä. Jos pudotuksen loppuosa vastaa tietoisuuden tarkasta sisällöstä, kuten Campana ja Tallon-Baudry (2013) ehdottavat, klassisen pudotuksen alkuvaiheessa, alle 60 ms ärsykkeen ilmestymisestä, havainto on epätarkempi. Heidän mallinsa mukaan havainto tarkentuu vasta tiedonkäsittelyn taaksepäin suuntaavan vaiheen aikana. Tässä tutkimuksessa se näkyisi koehenkilöiden arvaustodennäköisyyden kasvamisella tiedonkäsittelyn alkuvaiheessa. Pudotuksen loppuosaa, 90 ms ärsykkeen ilmestymisestä, häiritäessä virheen keskihajonnan pitäisi kasvaa. Tämä johtuu siitä, että teorian mukaan taaksepäin suuntaava prosessointi tarkentaa havainnon laadun. Keskihajonnan kasvu johtuisi siitä, että osa tiedon prosessoinnista on suoritettu, mutta tarkan sisällön määrittäminen epäonnistuu.

Lammen teoriasta (Lamme & Roelfsema, 2000; Lamme, 2003) ei voida johtaa hypoteesia tämän tutkimuksen puitteissa, koska on epäselvää, miten koehenkilöiden tekemän virheen suuruus vaihtelisi eri tiedonkäsittelyn vaiheissa.

Tutkimuksen toisessa osassa käytetään saman kaltaista koeasetelmaa kun TMS-tutkimuksessa, mutta TMS:n sijasta häirintä tehdään varioimalla ärsykkeen kontrastia. Toisen kokeen koeasetelmassa tutkittavan tulee kääntää joko korkean tai matalan kontrastin Landolt-C mahdollisimman samaan orientaatiokulmaan, jossa kohdeärsyke näytettiin. Toisen kokeen tarkoitus on osoittaa, että Mixture Modeling toimii menetelmänä myös tilanteissa, joissa vaihtelu on asteittaista. Asteittainen vaihtelu näkyisi virheen mallinnetun keskihajonnan vaihteluna. Hypoteesina on, että TMS ja kontrasti vaikuttavat eri tavalla aivojen signaali-kohina -suhteeseen. Tutkimuksissa TMS:n on ajateltu vaikuttavan stimuloitavan aivoalueen toimintaan lisäämällä aivoihin ”kohinaa” (Ruzzoli, Marzi, & Miniussi, 2010; Schwarzkopf, Silvanto, & Rees, 2011), joka ei heikennä signaalia itsessään vaan vaikeut-

taisi signaalin erottumista kohinasta. Sen sijaan aikaisempien tutkimusten perusteella voidaan olettaa, että kontrasti vaikuttaa signaaliin siten, että signaali on sitä heikompi mitä matalampi ärsykkeen kontrasti on (Zhang, Pham & Eckstein, 2006). Hypoteesinä on, että signaalin heikentyminen johtaa havainnon asteittaiseen heikkenemiseen toisessa tutkimuksessa, eli kontrastitutkimuksessa saataisiin merkitseviä tuloksia keskihajonnan virheen suhteen. Tämä tarkoittaisi sitä, että kontrastin variointi vaikuttaa havaintoon heikentäen sen tarkkuutta asteittaisesti. TMS:n tai kontrastin vaikutusta havainnon laatuun (dikotominen vs. asteittainen) ei ole aiemmin tutkittu vastaavalla menetelmällä, joten kummankin manipulaation tulokset tulevat olemaan uutta tietoa.

Mikäli signaali-kohina-suhteen hypoteesit pitävät paikkansa, voidaan olettaa, että varioitaessa kontrastia tulokset liittyen havainnon dikotomisuuteen (arvaustodennäköisyys) ja tarkkuuteen saattavat olla erilaisia kuin tilanteessa, jossa käytetään TMS:ää.

2. Menetelmät

2.1 Tutkittavat

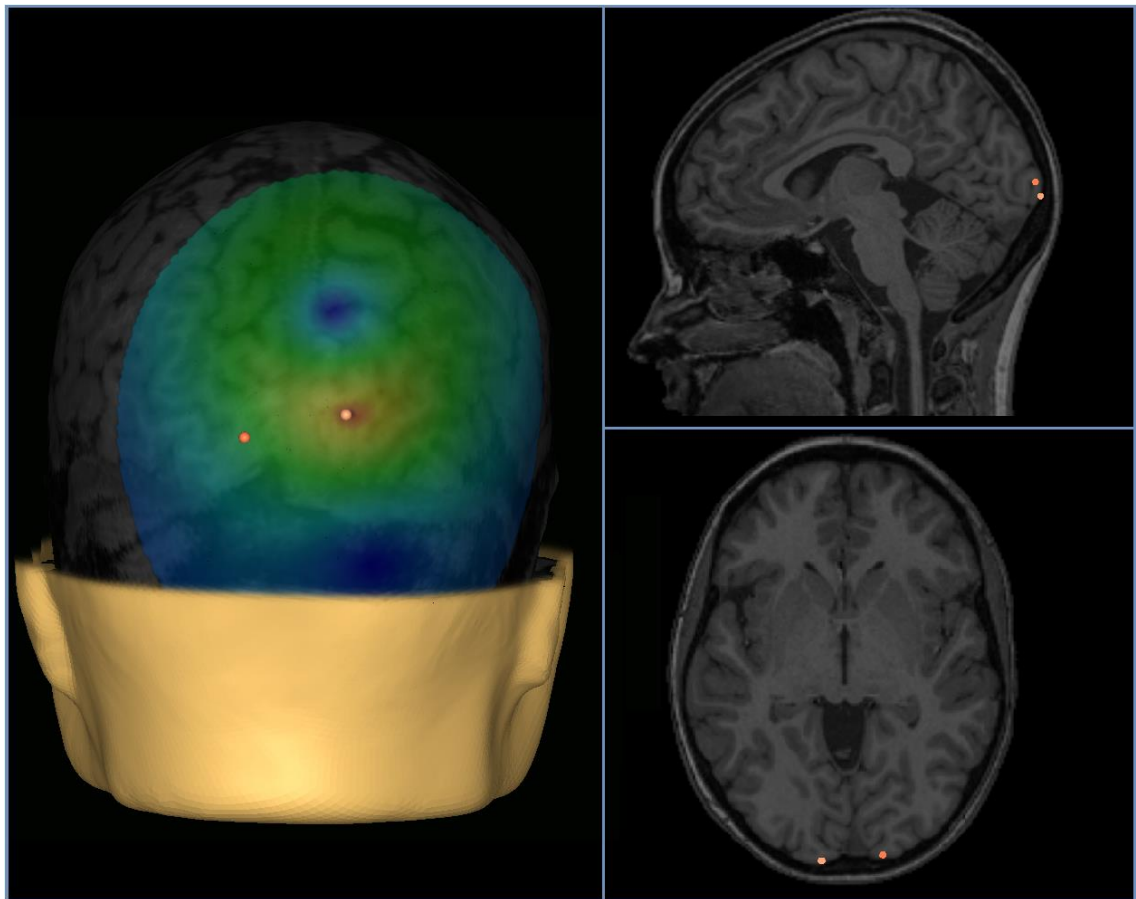
Tutkimuksen ensimmäisessä osassa selvitettiin varhaisen näköaivokuoren TMS:n vaikutusta näköhavaintoon. Tutkimukseen osallistui 12 Turun yliopiston 22-26 –vuotiasta, oikeakätistä opiskelijaa, joista 9 oli naisia ja 3 miehiä. Tutkimuksessa käytetty otoskoko vastaa saman tyyppisissä TMS-tutkimuksissa käytettyjen koehenkilöiden määrää (esim. de Graaf, T., Herring, J., & Sack, A., 2011; Duecker, F., de Graaf, T., Jacobs, C., & Sack, A., 2013; Koivisto, M., Railo, H., & Salminen-Vaparanta, N., 2011; Railo, H., & Koivisto, M., 2012 & Ruzzoli, M., Marzi, C., & Miniussi, C., 2010). Koehenkilöillä oli normaali tai normaaliksi korjattu näkö, eikä heillä ollut neurologisia sairauksia. Koehenkilöt eivät myöskään käyttäneet keskushermostoon vaikuttavia lääkkeitä. Jokainen koehenkilö antoi kirjallisen suostumuksensa tutkimukseen osallistumisesta ennen kokeen alkua. Kokeeseen osallistumista koskevat tiedot välitettiin tutkittaville sekä suullisesti että kirjallisesti. Tutkimuksella oli Varsinais-Suomen sairaanhoitopiirin eettisen toimikunnan hyväksyntä.

2.2 TMS

TMS-pulssit annettiin Nexstim Ltd:n eXimiaTM-stimulaattorilla. Kaksivaiheisten pulssien antamiseen käytettiin halkaisijaltaan 70 mm kokoista, kahdeksikon muotoista käämiä. Pulssin ensimmäisessä osassa virta kulki aivojen mediaanilta puolelta lateraaliseen suuntaan ja jälkimmäisen vaiheen kulkusuunta oli aivojen lateraaliselta puolelta kohti mediaalista puolta.

Pulssit annettiin 65 %:n voimakkuudella stimulaattorin maksimitehosta. Tutkittavat käyttivät korvatulppia TMS:n päästämän napsahtavan äänen vaimentamiseksi. Tämän lisäksi käytettiin leukatukea, jotta pää pysyisi mahdollisimman hyvin paikallaan kokeen aikana. Jalustaan kiinnitetty käämi oli asetettuna päätä vasten tangentiaalisesti.

Pulssit kohdennettiin halutulle alueelle, V1:lle, calcarine-uurteen yläosaan (Kuva 2) koehenkilöiden MRI-kuvien perusteella eXimian Navigated Brain Stimulation (NBS) -menetelmää hyödyntäen. NBS mittaa reaaliajassa aivojen ja TMS:n käämin välistä suhdetta sekä estimoit TMS:stä indusoituvan sähkökentän voimakkuutta aivoissa. Käämin asentoa korjattiin tarvittaessa kesken kokeen, niin että alue, johon pulssit kohdentuivat, oli jatkuvasti alle 5 mm päässä halutusta kohteesta.



Kuva 2. Esimerkki paikoista, jonne TMS-pulssit kohdennettiin eräällä koehenkilöllä. Pulssit suunnattiin kuvassa oleviin oransseihin pisteisiin. Aivojen päällä näkyvät värit skaalalla punainen-keltainen-vihreä-sininen kuvaavat magneettikentän estimoituja voimakkuuksia laskevassa järjestyksessä. Varhaisen näköaivokuoren, erityisesti V1:sen TMS-tutkimuksissa Calcarine-uurre on yleisesti käytetty stimulaatiokohta (Lalli ja kumppanit, 2006; Salminen-Vaparanta, Noreika, Revonsuo, Koivisto, & Vanni, 2012b).

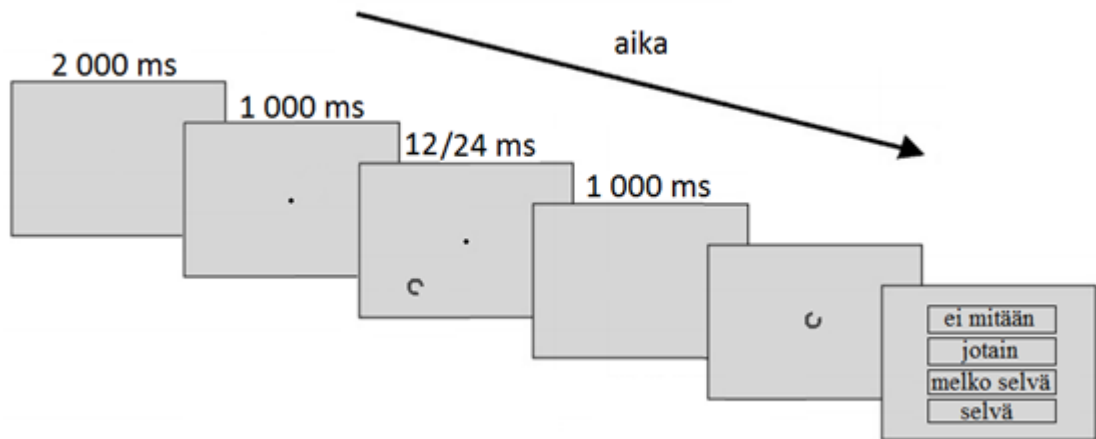
2.3 Ärsykkeet

Tutkimuksessa käytettiin 19 tuuman kuvaputkinäyttöä, jonka virkistystaajuus oli 85 Hz. Kohdeärsykkeena toimi ns. Landolt-C, eli rengas, jonka kehästä puuttuu 1/5. Kohdeärsykkeen halkaisija oli noin 0.4° . Ärsykkeen aukon paikka sijaintikehällä oli satunnainen. Ärsyke ilmestyi 2° päähän fiksaatiopisteestä, 160 cm etäisyydeltä katsottuna, joko ruudun alaoikealle tai alavasemmalle puolelle, eli näkökentän alalaitaan, joka on edustettuna Cal-

Calrine-uurteen yläosassa. Kohdeärsykkeen kontrasti riippui koehenkilön havaintokynnyksestä, joten ärsykkeen kontrasti määritettiin kullekin koehenkilölle erikseen (ks. Luku 2.4). Helpoimmalla, korkean tason kontrastilla kohdeärsykkeen ja taustan välinen Weberkontrasti oli -0.97 ja vaikeammalla, matalan tason kontrastilla -0.77 .

2.4 Kokeen kulku

Tehtäväsarjoja oli yhteensä 12. Kukin tehtäväsarja koostui 70 tehtäväjaksosta (Kuva 3). Tehtäväjakso alkoi tyhjällä ruudulla (2000 ms). Tämän jälkeen keskelle näyttöä ilmestyi musta fiksaatiopiste (1000 ms). Fiksaatiopisteen jälkeen kohdeärsyke, eli Landolt-C -renkas ilmestyi satunnaisesti joko näytön alaosan vasemmalle tai oikealle puolelle. Ärsykeessä oleva aukko, oli niin ikään satunnaisessa kohdassa ärsykettä. Kohdeärsykettä näyttettiin joko 12 ms tai 24 ms, riippuen siitä kuinka hyvin koehenkilö havaitsi ärsykkeet. Ärsykkeen näyttöä seurasi jälleen tyhjä näyttö (1000 ms). Tämän jälkeen näytön keskelle ilmestyi testiärsyke Landolt-C, jonka aukko oli satunnaisessa kohdassa. Koehenkilön oli määrä kääntää testiärsyke hiiren avulla mahdollisimman samaan asentoon, jossa kohdeärsyke oli näytetty. Kun testiärsyke oli koehenkilön haluamassa asennossa, koehenkilö vahvisti tämän painamalla hiiren vasenta näppäintä. Kokeessa mitattiin asteina kuinka paljon koehenkilön antama vastaus poikkesi oikeasti vastauksesta. Vahvistuksen jälkeen koehenkilön tuli arvioida, kuinka hyvin hän oli nähnyt kohdeärsykkeen.



Kuva 3. Yhden tehtäväjakson kulku. Tehtävä alkoi tyhjällä ruudulla, jonka jälkeen ruudun keskelle ilmestyi fiksaatiopiste. Fiksaatiopisteen jälkeen ruudulla väläytettiin kohdeärsykettä. Tämän jälkeen koehenkilö antoi vastauksensa kääntämällä testiärsykettä sekä arvioi siitä kuinka hyvin näki ärsykkeen. TMS-pulssit annettiin suhteessa kohdeärsykkeeseen, joko 30 ms ennen ärsykkeen alkua, samaan aikaan ärsykkeen alun kanssa tai 30/60/90 ms ärsykkeen alun jälkeen. Tämän lisäksi joukossa oli tehtäväjaksoja, joissa ei annettu pulsseja ollenkaan.

Subjekttiivinen arvio toteutettiin neliportaisella skaalalla, joka perustui Ramsøy'n ja Overgaardin (2004) kehittämään Perceptual Awareness Scale (PAS) -skaalaan. Vastausvaihtoehdot oli tässä tutkimuksessa koodattu seuraavasti:

0. *Ei mitään*, eli koehenkilö ei nähnyt ärsykettä ollenkaan.
1. *Jotain*, eli koehenkilö näki jotain välähtävän, mutta hänellä ei ollut käsitystä siitä, missä kohtaa rengasta aukko oli.
2. *Melko selvä*, eli koehenkilö näki renkaan sen verran selvästi, että aukon paikka ei ollut pelkästään arvaus. Esimerkiksi koehenkilö näki osan renkaan kaarta niin selvästi, että pystyi sen avulla päättelemään, missä kohtaa rengasta aukko ei ollut.
3. *Selvä*, eli koehenkilö näki renkaan selvästi ja havaitsi, missä kohtaa rengasta aukko oli.

Tutkittava vastasi kyselyyn painamalla mieleistään vastausvaihtoehtoa hiiren vasemmalla painikkeella, minkä jälkeen seuraava tehtäväjakso alkoi.

Tehtävän aikana koehenkilöille annettiin 65 %:n vahvuisia TMS-pulsseja suhteessa kohdeärsykkeen alkuun. Pulsseja annettiin yhden tehtäväsarjan aikana yhteensä 60 kappaletta.

Kutakin ajoitusta (−30ms, 0ms, 30ms, 60ms, 90ms, 120ms) käytettiin 10 kertaa tehtäväsarjan aikana. Tämän lisäksi jokaisessa sarjassa oli kymmenen tehtäväjaksoa, joiden aikana koehenkilölle ei annettu TMS-pulsseja. Puolessa (5 kpl) kunkin ajoituksen tapauksista kohdeärsyke ilmestyi ruudun oikealle puolelle, ja puolessa (5 kpl) kohdeärsyke ilmestyi vasemmalle puolelle. Tehtäväsarjan aikana TMS-pulsseja annettiin jokaisen koehenkilön calcarine-uurteen yläosaan (ks. 2.2, kuva 2), joko vasempaan tai oikeaan hemisfääriin. Stimuloitavaa hemisfääriä vaihdettiin aina tehtäväsarjojen välissä. Puolet koehenkilöistä sai pulssin ensin vasemmalle ja puolet oikealle aivopuolelle.

Koe suoritettiin kahden tai kolmen testauskerran aikana. Yksi testauskerta koostui keskimäärin 4–6:sta tehtäväsarjasta. Kunkin kerran aluksi, ennen varsinaisia tehtäväsarjoja, koehenkilöä pyydettiin toistamaan subjektiivisen arvion skaalan eri vaihtoehdot (0–3) sekä vastausvaihtoehtojen määrittelyt, jotta voitiin varmistua siitä, että koehenkilöt olivat varmasti omaksuneet vastausasteikon. Lisäksi testikertojen alussa tutkittava teki koetettävää hetken ilman TMS:ää. Tämän avulla määritettiin jokaiselle koehenkilölle sopiva ärsykkeen esitysnopeus ja kontrastitaso.

Kontrastitason määrittäminen tapahtui esittämällä koehenkilöille eri kontrastitason ärsykeitä. Aluksi esitettiin 20 kappaletta 12 ms nopeudella korkean kontrastitason kohdeärsykeitä (Weber-kontrasti −0.97). Mikäli tehtävä oli liian helppo, eli tutkittava vastasi nähneensä ärsykkeen selvästi lähes aina ja/tai ero kohdeärsykkeen ja koehenkilön antama vastauksen välillä oli alle 15°, esitettiin alhaisemman kontrastitason (Weber-kontrasti −0.77) ärsykeitä samalla nopeudella. Jos ensimmäinen 20 ärsykkeen testisarja oli liian vaikea, eli ero ärsykkeen ja koehenkilön antaman vastauksen välillä oli yli 45° ja koehenkilön oma arvio näkemästään oli valtaosassa vastauksista melko selvä tai tämän alle, helpotettiin tehtävää esittämällä ärsyke 24 ms ajan. Näin jatkettiin, kunnes jokaiselle koehenkilölle löydettiin varsinaista koetta varten kontrastitaso ja ärsykkeen näyttöaika, jolla koehenkilö koki näkevänsä ärsykkeet pääasiassa melko selkeästi ja ero kohdeärsykkeen ja koehenkilön antaman vastauksen välillä oli 15°–45°. Valtaosalla koehenkilöistä päädyttiin käyttämään alhaisemman kontrastitason ärsykettä 12 ms esitysnopeudella.

2.5 Aineiston analyysi

Kontra- ja ipsilateraalisesti näytettyjen ärsykkeiden tulokset analysoitiin erikseen, koska TMS:n pitäisi vaikuttaa vain kontralateraalisti esitettyihin ärsykkeisiin. Tällöin ipsilateraalisesti esitetty ärsykkeet toimivat eräänlaisena kontrollina. Kontralateraalisesti näytetyillä ärsykkeillä tarkoitetaan ärsykeitä, jotka näytetään vastakkaisella puolella näkökenttää suhteessa stimuloitavaan aivopuoliskoon. Ipsilateraalit ärsykkeet taas on näytetty samalla puolella kuin stimuloitava aivopuoli. Subjektiivinen kokemus kuvattiin numeerisella skaalalla 0–3, jossa 0 kuvasi tilannetta, jossa koehenkilö ei nähnyt mitään ja 3 tilannetta, jossa koehenkilö näki ärsyksen selvästi (ks. 2.4).

Kerätystä aineistoista tehtiin Standard Mixture Modeling -mallinnus. Mallinnuksessa annetun vastauksen ja oikean vastauksen välistä virhettä sovitettiin kahteen jakaumaan: normaali- ja tasajakaumaan. Jakaumien pohjalta mallinnettiin arvaustodennäköisyys, eli todennäköisyys jolla koehenkilö antoi satunnaisen vastauksen, sekä virheen keskihajonta, joka kuvaa havainnon tarkkuutta. Mallinnus suoritettiin MemToolboxin avulla (Suchow, Brady, Fougne & Alvarez, 2013) käyttäen MatLabin versiota 8.6.0 (The MathWorks, Inc., Natick, MA).

Mallinnetulle aineistolle (arvaustodennäköisyys ja virheen keskihajonta) sekä subjektiiviselle kokemukselle suoritettiin 2 (puoli: kontralateraalinen vs. ipsilateraalinen) x 7 (TMS: ei-TMSää, -30ms, 0ms, 30ms, 60ms, 90ms, 120ms) toistettujen mittausten varianssianalyysit (ANOVA). Jatkovertailussa käytettiin Fisherin Least Significant Difference -testiä (LSD). Mikäli puolen ja TMS:n väliltä löydettiin näin interaktio, suoritettiin yksisuuntaiset varianssianalyysit, joissa muuttujana oli TMS, erikseen kummallekin puolelle. Lisäksi tehtiin jatkovertailu t-testeillä kontralateraalisti ja ipsilateraalisesti esitettyjen ärsykkeiden välillä eri aikaikkunoissa.

Subjektiiviselle tietoisuuden kokemukselle laskettiin Pearsonin korrelaatio arvaustodennäköisyyden ja TMS:n vaikutuksista johtuvan vastauksen virheen keskihajonnan kanssa niissä aika-ikkunoissa, jotka havaittiin tilastollisesti merkitseviksi. Tämän avulla voitiin

selvittää, liittyivätkö muutokset myös muutoksiin subjektiivisessa arvioissa visuaalisesta tietoisuudesta.

2.6 Kontrastin vaikutus arvaustodennäköisyyteen ja virheen keskihajontaan

Tutkimuksen toisessa osassa tutkittiin kontrastin vaikutusta arvaustodennäköisyyteen ja virheen keskihajontaan. Tutkimukseen osallistui 12 oikeakätistä henkilöä, joilla oli normaali tai normaaliksi korjattu näkö. Koehenkilöiden tehtävä oli sama kuin TMS-tutkimuksessa, mutta TMS-pulssien sijasta ärsykkeiden kontrastia varioitiin. Ärsykkeet esitettiin Weber-kontrasteilla -0.97 , -0.79 , -0.71 , -0.62 tai -0.52 . Koe sisälsi kolme tehtäväsarjaa, joista jokainen koostui sadasta tehtäväjaksosta. Eri kontrastiset ärsykkeet esitettiin satunnaisessa järjestyksessä, ja koe sisälsi 60 tehtäväjaksoa kutakin kontrastitasoa kohden. Ennen kokeen alkua koehenkilöt saivat harjoitella tehtävää 30 tehtäväjakson ajan. Ärsyke näytettiin 12 ms nopeudella kaikkien paitsi yhden koehenkilön kohdalla. Tällä koehenkilöllä käytettiin 24 ms nopeutta, koska hän ei havainnut 12 ms nopeudella esitettyjä ärsykeitä ollenkaan.

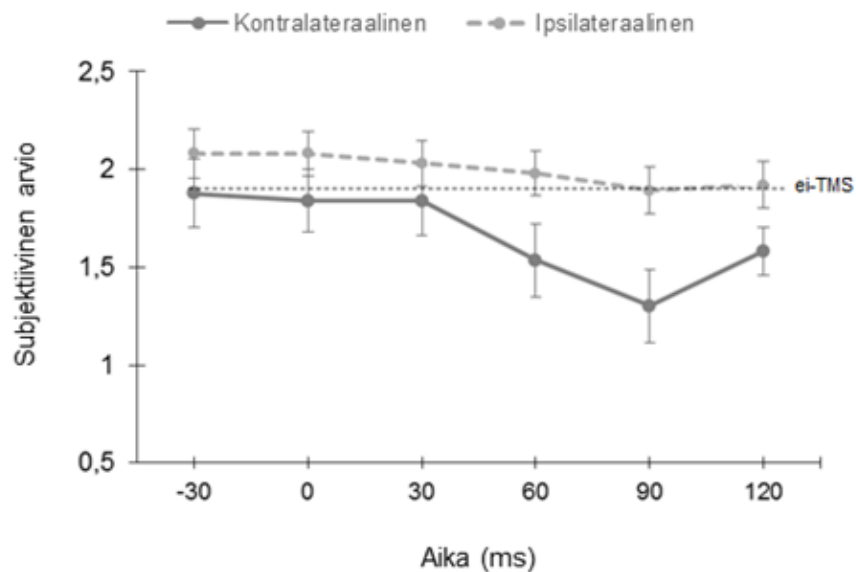
3. Tulokset

3.1 TMS:n vaikutus havaintoon varhaisella näköaivokuorella

TMS:n vaikutusta varhaisella näköaivokuorella tutkittiin kolmen muuttujan avulla. Muuttajat olivat koehenkilön subjektiivinen kokemus sekä Mixture Modeling -mallinnetut arvaustodennäköisyys sekä vastauksen virheen keskihajonta. Tämän lisäksi laskettiin korrelaatio subjektiivisen kokemuksen ja arvaustodennäköisyyden väliltä.

3.1.1 Subjektiiivinen kokemus

Tutkimuksessa koehenkilöiden tuli antaa arvio siitä, kuinka hyvin he näkivät ärsykkeen PAS-asteikolla (0–3) eri aikaikkunoissa (*Kuva 4*). Koehenkilöt kokivat nähneensä ärsykeitä huonommin silloin, kun ne esitettiin klassisen pudotuksen aikaikkunassa (60–120 ms).



Kuva 4. Subjektiiiviset arviot kontra- ja ipsilateraalisti esitettyjen ärsykkeiden havaitsemisesta eri vaiheissa tiedonkäsittelyä. Ei-TMS-viiva kuvaa arviota tilanteessa, jossa TMS-pulsseja ei annettu lainkaan. Virhepalkit kuvaavat keskivirhettä.

Varianssianalyysin Puoli (2) x TMS (7) perusteella TMS:llä ($F_{6,66} = 9.776, p < .001, \eta_p^2 = .471$) ja Puolella ($F_{1,11} = 8.307, p = .015, \eta_p^2 = .430$) oli päävaikutus subjektiiiviseen tietoisuudenkokemukseen. Puolella ja TMS:llä oli yhdysvaikutus tietoisuuden kokemukseen ($F_{6,66} = 5.638, p = .005, \eta_p^2 = .339$), eli pudotus ilmeni spesifisissä aikaikkunoissa kontralateraalisti esitetyille ärsykkeille.

Tämän jälkeen suoritetusta yksisuuntaisesta varianssianalyysistä on nähtävissä, että kontralateraalinen TMS vaikutti koehenkilöiden subjektiiiviseen kokemukseen ($F_{6,66} = 9.225, p = .001, \eta_p^2 = .456$). Selvittääksemme missä aikaikkunassa vaikutus tapahtui, suoritettiin

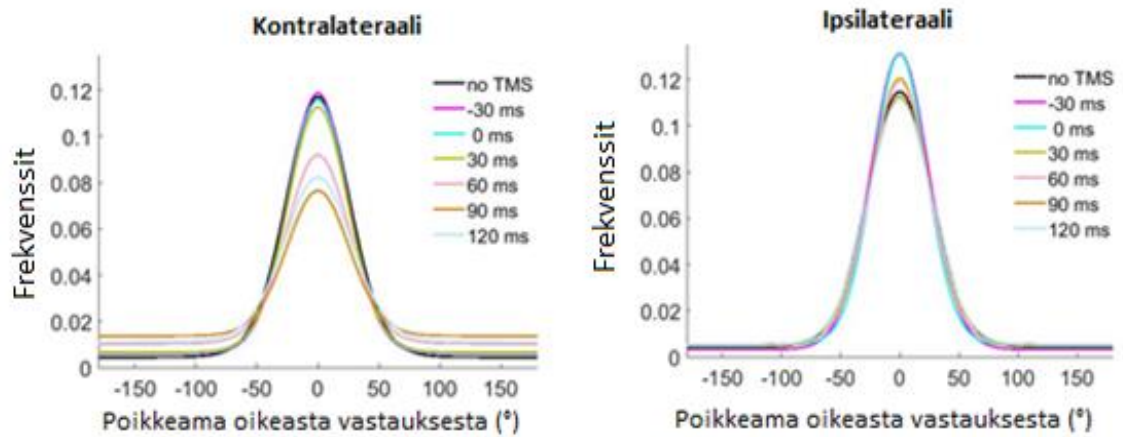
jatkovertailu LSD-testeillä. LSD-testien perusteella kontralateraalilla puolella TMS vaikeutti havaitsemista lähes merkitsevästi 60 ms ärsykkeen ilmestymisestä ($p = .061$) sekä merkitsevästi 90 ms ($p = .005$) ja 120 ($p = .010$) ärsykkeen ilmestymisen jälkeen, kun kyseisiä ajankohtia verrattiin tilanteeseen, jossa TMS-pulsseja ei annettu ollenkaan.

Tilastollisesti merkitseviä eroja eri ajankohtien välillä löytyi myös ipsilateraalisti esitetyissä ärsykkeissä ($F_{6,66} = 3.981, p = .002, \eta_p^2 = .266$). Ipsilateraalisti esitettyjen väliltä löytyi LSD-testien perusteella tilastollisesti merkitseviä eroja kun TMS-pulssit annettiin 30 ms ennen ärsykkeen esittämistä ($p = .029$) tai samaan aikaan ärsykkeen kanssa ($p = .013$). Melkein merkitsevä ero saatiin 60 ms ärsykkeen ilmestymisestä ($p = .064$). *Kuvasta 5* voidaan päätellä, että tilastollisesti merkitsevät erot johtuivat siitä, että koehenkilöt kokivat nähneensä ärsykkeet paremmin TMS:n kanssa.

Lopuksi verrattiin kontralateraalisti esitettyjä ärsykeitä samassa aikaikkunassa ipsilateraalisti esitettyihin ärsykkeisiin parittaisten t-testien avulla. Vertailu tehtiin, koska ipsilateraalisti esitettyjä ärsykeitä haluttiin käyttää kontrollitilanteena. Kaksisuuntaiset t-testit olivat merkitseviä 60 ($t_{11} = -2.973, p = .013$), 90 ($t_{11} = -4.350, p = .001$) ja 120 ($t_{11} = -5.116, p < .001$) ms aikaikkunoissa. Tulokset, jossa kontrollina käytettiin ei-TMS – tilanteiden sijasta ipsilateraaleja ärsykeitä, olivat siis yhtenevät, eli koehenkilöt kokivat nähneensä ärsykkeen heikommin 60-120 ms ärsykkeen ilmestymisestä.

3.1.2 Arvaustodennäköisyydet

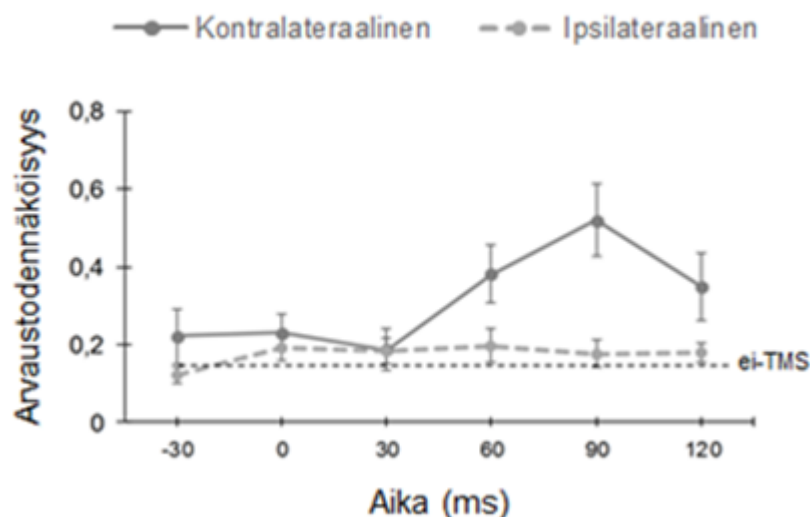
Arvaustodennäköisyyksien analyysien pohjana käytettiin Mixture Modeling -menetelmän avulla mallinnettua aineistoa (*Kuva 5*).



Kuva 5. Kuvassa on nähtävissä Mixture Modeling- mallinnettujen vastausten poikkeama oikeasta vastauksesta TMS:n funktiona, kun ärsyke esitettiin häiritävän aivopuolen suhteen joko kontra- tai ipsilateraalisti. Jakaumien värit kertovat kuinka monta millisekuntia ärsykkeen alun jälkeen TMS-pulsseja annettiin, ja no-TMS vastaa tilannetta, jossa pulsseja ei annettu ollenkaan.

Toistettujen mittausten varianssianalyysin Puoli (2) x TMS (7) perusteella puolella ($F_{1,11} = 9.79, p = .010, \eta_p^2 = .471$) ja TMS:llä ($F_{6,66} = 5.277, p < .001, \eta_p^2 = .324$) oli päävaikutus arvaustodennäköisyyteen. Tämä tarkoittaa sitä, että sekä puoli että TMS vaikuttivat todennäköisyyteen, jolla koehenkilö joutui arvaamaan vastauksen. Puolella ja TMS:llä oli yhdysvaikutus tietoisuuden kokemukseen ($F_{6,66} = 5.09, p = .008, \eta_p^2 = .316$), sillä supressio kontralateraalisti esitettyjen ärsykkeiden havaitsemisessa näkyi tietyissä TMS:n aikaikkunassa.

Tämän jälkeen suoritetun yksisuuntaisen varianssianalyysin mukaan kontralateraalisesti esitetyt ärsykkeet lisäsivät arvaustodennäköisyyttä ($F_{6,66} = 5.944, p = .003, \eta_p^2 = .351$). LSD-testien perusteella kontralateraalisella puolella TMS vaikeutti havaitsemista merkitsevästi 60 ($p = .010$) ja 90 ($p = .002$) ms ärsykkeen esittämisen aloituksesta. Lisäksi melkein merkitseviä tuloksia on nähtävissä 120 ($p = .024$) ms kohdalla (*Kuva 6*).



Kuva 6. Arvaustodennäköisyydet kontra- ja ipsilateraalisti esitettyjen ärsykkeiden havaitsemisessa TMS:n funktiona. ei-TMS –viiva kuvaa arvaustodennäköisyyttä tilanteissa, jossa TMS-pulsseja ei annettu lainkaan. Virhepalkit kuvaavat keskivirhettä.

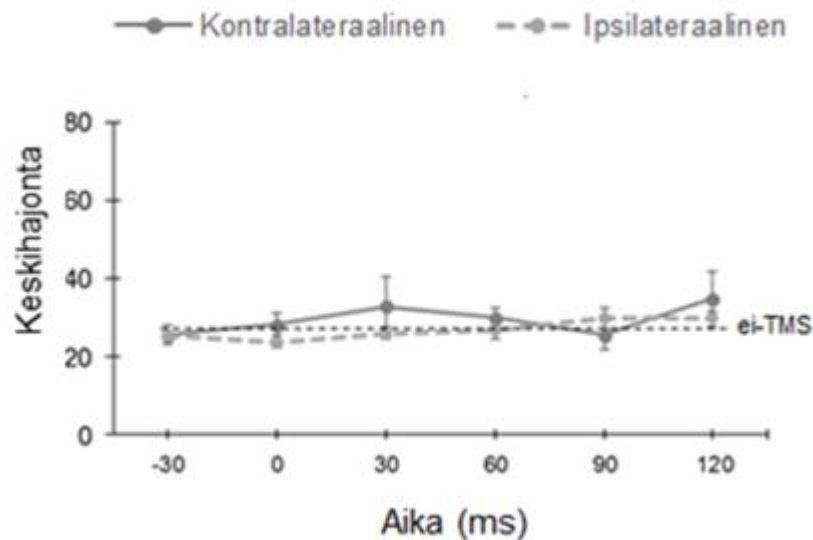
Tämän jälkeen vastaavat analyysit suoritettiin ipsilateraalisti esitettyihin ärsykkeisiin. Yksinsuuntaisen varianssianalyysin perusteella ei löytynyt tilastollisesti merkitseviä eroja. Täten jatkovertailut jätettiin tekemättä.

Lopuksi verrattiin kontralateraalisti esitettyjä ärsykejä samassa aikaikkunassa ipsilateraalisti esitettyihin ärsykkeisiin parittaisten t-testien avulla. Erot olivat tilastollisesti merkitseviä 60 ms:n ($t_{11} = 3.186, p = .009$) ja 90 ms:n ($t_{11} = 4.089, p = .002$) aikaikkunoissa, mutta ei enää 120 ms kohdalla ($t_{11} = 1.921, p = .081$). Täten tulokset, jossa kontrollina käytettiin ei-TMS-tilanteiden sijasta ipsilateraaleja ärsykejä, olivat saman suuntaiset. Koehenkilöt siis joutuivat antamaan arvatun vastauksen tavallista useammin erityisesti, kun TMS-pulssit annettiin 60-90 ms ärsykkeen ilmestymisestä.

3.1.3 Vastauksen virheen keskihajonta

Tutkimuksessa mitattiin koehenkilön antaman ja oikean vastausten virheen välinen keskihajonta (virheen määrä). Virheen keskihajonnan analyysien pohjana käytettiin Mixture Modelingin avulla mallinnettua aineistoa (*Kuva 5*).

Toistettujen mittausten varianssianalyysin Puoli (2) x TMS (7) perusteella aikaikkunalla, jossa TMS-pulssit annettiin ($F_{6,66} = 0.919, p = .435, \eta^2_p = .077$), tai puolella ($F_{1,11} = 1.344, p = .271, \eta^2_p = .109$) ei ollut pää- eikä yhdysvaikutusta ($F_{6,66} = 0.765, p = .520, \eta^2_p = .065$) koehenkilöiden antaman vastauksen virheen keskihajontaan (Kuva 7).



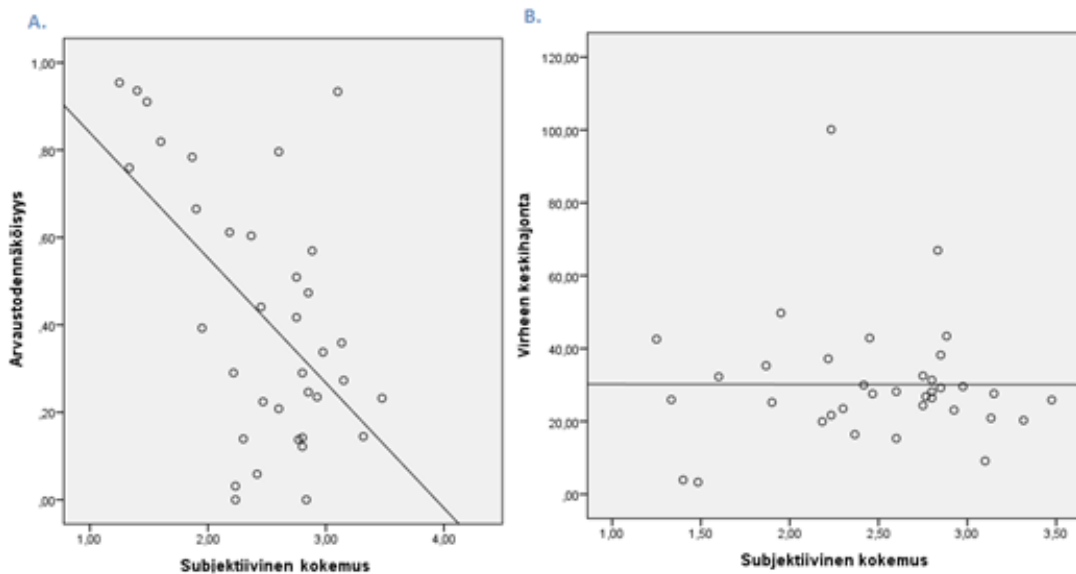
Kuva 7. Vastauksen virheen keskihajonta kontra- ja ipsilateraalisti esitettyjen ärsykkeiden havaitsemisessa eri TMS:n aikaikkunoissa. ei-TMS-viiva kuvaa keskihajontaa tilanteissa, jossa TMS-pulseja ei annettu lainkaan. Virhepalkit kuvaavat keskivirhettä.

3.1.4 Pearsonin korrelaatiot

Korrelaatiot laskettiin 60–120 ms aikaikkunassa (jokaisella 12 koehenkilöllä 3 tilannetta: 60 ms, 90 ms tai 120 ms ärsykkeen ilmestymisestä, eli $n=36$), koska tässä aikaikkunassa oltiin havaittu tilastollisia eroja. Ensimmäinen korrelaatio laskettiin arvaustodennäköisyyden ja subjektiivisen kokemuksen välille. Muuttujat korrelaatiota varten muodostettiin laskemalla kunkin koehenkilön subjektiivisesta arviosta ja arvaustodennäköisyydestä keskiarvo jokaisessa tutkittavassa aikaikkunassa (60, 90 tai 120). Lasketut keskiarvot ovat nähtävissä jatkuvana muuttajana, joka subjektiivisen kokemuksen yhteydessä saattoi saada minkä tahansa arvon väliltä 1–4 ja arvaustodennäköisyyden kohdalla minkä tahansa arvon väliltä 0–1. Koska muuttujat olivat jatkuvia, käytettiin korrelaationa jatkuville muuttujille tarkoitettua Pearsonin korrelaatiota.

Vastaava toistettiin myös laskettaessa virheen keskihajonnan ja arvaustodennäköisyyden välistä korrelaatiota, eli kullekin koehenkilölle laskettiin jälleen keskiarvo virheen keskihajonnan sekä subjektiivisen kokemuksen suhteen 60–120 ms aikaikkunassa. Virheen keskihajonnasta kullekin koehenkilölle laskettu keskiarvo saattoi vaihdella 0–100 välillä kun taas arvaustodennäköisyyden vaihteluväli oli 0-1. Koska muuttujat olivat nähtävissä jatkuvina, käytettiin tässäkin tapauksessa korrelaationa jatkuville muuttujille tarkoitettua Pearsonin korrelaatiota.

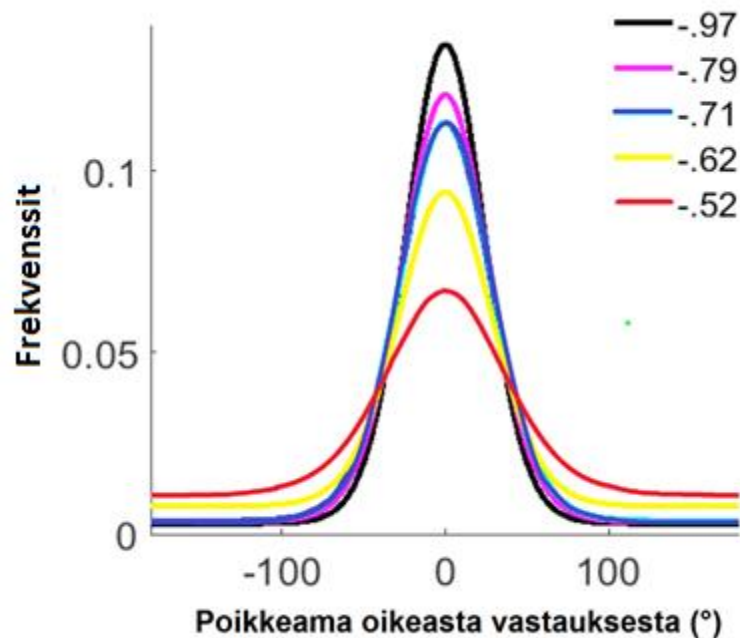
Subjektiivinen kokemukselle ja arvaustodennäköisyydelle laskettu Pearsonin korrelaatio oli merkitsevä, $r = -.558$, $n = 36$, $p < .001$. Tämä tarkoittaa sitä, että koehenkilö arvasi vastauksen sitä todennäköisemmin, mitä heikommin hän koki nähneensä ärsykkeen. Vastaavaa korrelaatiota ei löytynyt subjektiivisen tietoisuudenkokemuksen ja virheen keskihajonnan väliltä, $r = -.002$, $n = 36$, $p = .992$ (Kuva 8).



Kuva 8. A. Subjektiiviselle kokemuksen ja arvaustodennäköisyyden välinen korrelaatio. B. Subjektiivisen kokemuksen ja virheen keskihajonnan välinen korrelaatio.

3.2 Kontrastin vaikutus arvaustodennäköisyyteen ja koehenkilöiden tekemän virheen määrään

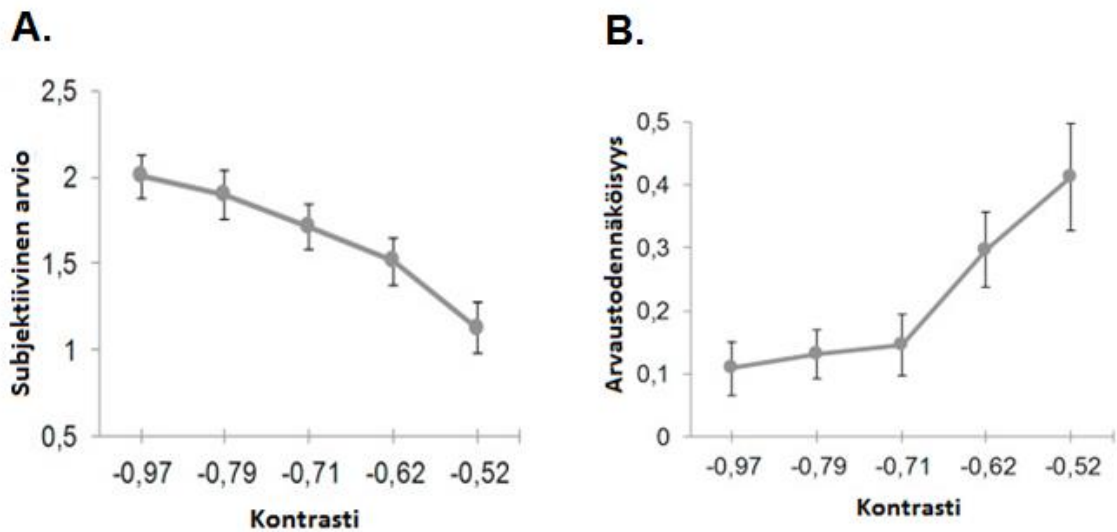
Kerätylle aineistoille suoritettiin Mixture Modeling -mallinnus (Kuva 9). Yhden koehenkilön kohdalla arvaustodennäköisyydeksi tuli .96 alimmalla kontrastitasolla, ja toisella koehenkilöllä arvaustodennäköisyys oli 1.0. Tässä tapauksessa koehenkilön tekemän virheen keskihajonta ei noudattanut normaalijakaumaa oikean vastauksen ympärillä, joten keskihajonnan laskeminen ei ollut mielekäästä. Tästä syystä näiden koehenkilöiden tulokset jätettiin pois analyysissä.



Kuva 9. Kuvassa on nähtävissä mallinnetut vastausten poikkeamat oikeista vastauksista ärsykkeen kontrastin funktiona. Jakaumien värit kertovat kuinka eri kontrastitason ärsykkeet havaittiin.

Kontrastin vaikutusta subjektiiviseen kokemukseen tutkittiin suorittamalla mallinnetulle aineistolle suoritettiin yksisuuntainen varianssianalyysi (viisi tilannetta, Weber-kontrastit $-.97$, $-.79$, $-.71$, $-.62$ sekä $-.52$). Varianssianalyysin perusteella kontrastilla oli tilastollisesti merkitsevä vaikutus koehenkilöiden kokemukseen siitä, kuinka hyvin he näkivät ärsykkeen ($F_{4,56} = 47.93$, $p < .001$, $\eta^2_p = .813$) (Kuva 10 A). Koehenkilöiden subjektiivisessa kokemuksessa on nähtävissä selkeä, kvadraattisesti laskeva trendi kontrastitason laskiessa $-.97$:stä $-.62$:een ja $-.62$:sta $-.52$:een ($F_{1,11} = 23.33$, $p = .001$, $\eta^2_p = .68$).

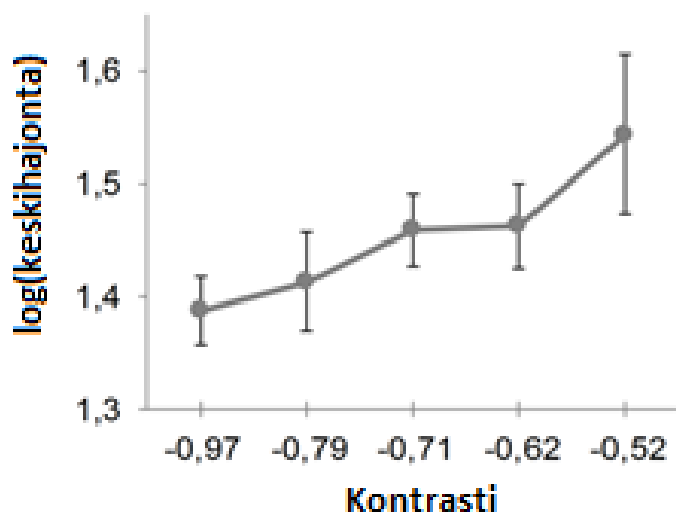
Kontrastin vaikutusta arvaustodennäköisyyteen tutkittiin niin ikään yksisuuntaisella varianssianalyysillä (Kuva 10 B). Analyysin perusteella kontrasti vaikutti tilastollisesti merkitsevästi arvaustodennäköisyyteen, $F_{4,56} = 10.63$, $p = 0.001$, $\eta^2_p = .542$. Kvadraattisesta trendistä ($F_{1,9} = 6.32$, $p = .033$, $\eta^2_p = .412$) on nähtävissä, että kontrastitason lasku lisäsi arvaamisen todennäköisyyttä. Vaikutus näkyi lievästi hieman korkeampien kontrastien (-.97, -.79, -.71) kohdalla, mutta suureni kontrastitasoa -.71 alempana. Tulokseen saatiin varmuus, kun katsottiin kontrastitason vaikutusta arvaustodennäköisyyteen kussakin tilanteessa erikseen suoritettujen yksisuuntaisten varianssianalyysien avulla. Varianssianalyysi ei löytänyt tilastollisesti merkitseviä tuloksia kolmen korkeamman kontrastitason väliltä ($F_{2,18} = 1.23$, $p = .316$, $\eta^2_p = .120$, $n = 10$; $F_{2,22} = 2.35$, $p = .119$, $\eta^2_p = .176$, $n = 12$), vaikka merkitseviä tuloksia löytyikin kolmen matalimman kontrastitason väliltä ($F_{2,18} = 7.21$, $p = .005$, $\eta^2_p = .445$, $n = 10$; $F_{2,22} = 11.08$, $p < .001$, $\eta^2_p = .502$, $n = 12$).



Kuva 10. A. Kontrastin laskiessa koehenkilöt kokivat nähneensä ärsykkeet huonommin. Virhepalkit kuvaavat keskivirhettä. B. Mitä pienempi kontrasti, sitä useammin koehenkilöt joutuivat arvaamaan vastauksen. Virhepalkit kuvaavat keskivirhettä.

Kontrastin vaikutusta virheen keskihajontaan tutkittiin yksisuuntaisen varianssianalyysin perusteella (viisi tilannetta, Weber-kontrastit -.97, -.79, -.71, -.62 sekä -.52) (Kuva 11). Analyysit suoritettiin logaritmikorjatuilla arvoilla, jotta aineisto saatiin mukailemaan normaalijakaumaa, ja jotta sille voitiin suorittaa varianssianalyysi. Varianssianalyysin mukaan kontrastitason lasku lisäsi virheen keskihajontaa, $F_{4,56} = 2.85$, $p = .038$, $\eta^2_p = .240$.

Virheen keskihajonta kasvoi lineaarisesti 25°:sta 40°:een kun Weber-kontrasti laski $-0,97$:stä $-0,52$:een, $F_{1,9} = 11,00$, $p = .009$, $\eta^2_p = .550$.



Kuva 11. Kontrastin pienentyessä virheen keskihajonta kasvoi, eli koehenkilöiden antamat havaintoon perustuvat vastaukset poikkesivat enemmän oikeasta vastauksesta kuin matalakontrastisten ärsykkeiden kohdalla. Virhepalkit kuvaavat keskivirhettä.

4. Pohdinta

4.1 Keskeiset tulokset

TMS-kokeen varianssianalyysien perusteella varhaisen näköaivokuoren häiritsemisellä oli vaikutus koehenkilöiden subjektiiviseen kokemukseen sekä arvaustodennäköisyyteen. Subjektiiviseen kokemuksen suhteen kriittisin aikaikkuna oli 60–120 ms ärsykkeen ilmestymisestä (60 ms kohdalla tulokset olivat lähes merkitseviä sekä 90 ja 120 ms kohdalla tulokset olivat merkitseviä). Tämä tarkoittaa sitä, että koehenkilö koki nähneensä ärsykkeet huonommin klassisen pudotuksen aikaikkunassa, kun TMS-pulssit annettiin 60–120 ms kohdalla. Arvaustodennäköisyyteen TMS vaikutti niin ikään 60–120 ms välillä (60 ja 90 ms kohdalla tulokset olivat merkitseviä, kun taas 120 ms kohdalla melkein merkitseviä). Eroja virheen keskihajonnassa ei havaittu, eli TMS ei vaikuttanut havainnon laatuun asteittaisesti, vaan esti sen synnyn kokonaan. Subjektiivisen kokemuksen ja arvaustodennäköisyyden välillä oli merkitsevä negatiivinen korrelaatio. Tämä tarkoittaa

sitä, että kun koehenkilö koki, ettei nähnyt ärsykettä, hän joutui todennäköisemmin arvaamaan vastauksensa.

Kontrastikokeessa saatiin merkitseviä tuloksia subjektiivisen kokemuksen, arvaustodennäköisyyden ja virheen keskihajonnan suhteen. Subjektiivisen kokemuksen ja arvaustodennäköisyyden merkitsevien tulosten perusteella voidaan päätellä, että kun koehenkilölle näytettiin matalan kontrastin ärsykeitä, hän koki nähneensä ne huonommin kuin korkean kontrastin ärsykkeet, ja joutui useammin arvaamaan vastauksen. Virheen keskihajonnan suureneminen tarkoittaa sitä, että havainnon tarkkuus itsessään heikentyi asteittaisesti kontrastin laskiessa. Toisin sanoen kontrastin variointi heikensi havainnon laatua asteittaisesti.

4.2 Keskeisten tulosten suhde aikaisempiin tutkimustuloksiin

Tutkimuksen ensimmäisen osan tarkoitus oli selvittää, vaikuttaako TMS visuaaliseen tietoisuuteen varhaisella näköaivokuorella dikotomisesti kaikki-tai-ei-mitään -periaatteella, eli estääkö TMS havainnon synnyn kokonaan vai heikentääkö se vain havainnon tarkkuutta. Koska koehenkilöiden arvaustodennäköisyys kasvoi, mutta virheen keskihajonta pysyi vakiona, voidaan TMS:n todeta estäneen havainnon synnyn aina kokonaisuudessaan eikä vain heikentäneen sitä asteittaisesti.

Koehenkilöiden subjektiivisen kokemuksen tulisi aiempien tutkimusten perusteella korreloida objektiivisen tietoisuuden mittarin, tässä yhteydessä arvaustodennäköisyyden, kanssa (de Graaf, Cornelsen, Jacobs, & Sack, 2011). Tutkimuksessa arvaustodennäköisyyden ja subjektiivisen kokemuksen väliltä löytyi tilastollisesti merkitsevä negatiivinen korrelaatio. Tämä tarkoittaa sitä, että arvaustodennäköisyyden kasvaessa koehenkilöt kokivat, etteivät nähneet ärsykettä selvästi. Tulokset ovat siis hypoteesin mukaiset ja linjassa aikaisempien tutkimusten kanssa.

Klassista pudotusta lukuun ottamatta muita pudotuksia ei replikoitunut. Muita pudotuksia ei kuitenkaan muissakaan tutkimuksissa ole onnistuttu systemaattisesti replikoimaan (Salminen-Vaparanta, Noreika, Revonsuo, Koivisto, & Vanni, 2012). Pudotusten replikoinnissa epäonnistuminen voi johtua esimerkiksi siitä, ettei pulsseja ole annettu tismalleen samaan kohtaan aivoja. Tässä tutkimuksessa pulssit kohdennettiin oikeaan kohtaan koehenkilöiden MRI-kuvien perusteella, mutta vastaavissa tutkimuksissa pulssien antokohta on määritetty esimerkiksi kallon muodon perusteella, tai sen perusteella, missä kohtaa koehenkilö näkee fosfeeneja (de Graaf, Cornelsen, Jacobs, & Sack, 2011; Jacobs, Goebel, & Sack, 2012).

Subjektiiivisessa kokemuksessa tapahtui tilastollisesti merkitsevä nousu ipsilateraalilla puolella, kun pulssit on annettiin ennen ärsykkeen näyttämistä tai samaan aikaan ärsykkeen kanssa. Heikkojen TMS-pulssien on joissain tutkimuksissa havaittu parantavan koehenkilöiden suoriutumista (Abrahamyan, Clifford, Arabzadeh, & Harris, 2015; Clifford, Arabzadeh & Harris, 2011). Ipsilateraalien puolen tulosten voitaisiin ajatella johtuvan samasta syystä. Magneettikenttä voi vaikuttaa heikosti myös kuormitettavan aivopuoliskon viereisellä puolella (Salminen-Vaparanta, Noreika, Revonsuo, Koivisto & Vanni, 2012b). Tämä heikko magneettikenttä voisi parantaa koehenkilöiden subjektiivista kokemusta. Tulosten nojalla mielenkiintoista kuitenkin on, että suoritustason nousu tapahtui 30 ms ennen ärsykkeen näyttämistä, mutta ei enää klassisen pudotuksen aikaikkunassa. Aikaisemmissa tutkimuksissa nousu on havaittu, kun heikot pulssit annettiin klassisen pudotuksen aikaikkunassa (Schwarzkopf, Silvanto, & Rees, 2011; Abrahamyan, Clifford, Arabzadeh, & Harris, 2015; Abrahamyan, Clifford, Arabzadeh & Harris, 2011). Tulokset voivat selittyä esimerkiksi sillä, että klassisen pudotuksen aikaikkunassa myös ipsilateraalisti annetut pulssit ovat liian vahvoja tuottaakseen suoritustason nousua. Koska TMS:n vaikutukset aivokudoksessa voivat kestää jopa sekunteja, voi ennen ärsykkeen näyttämistä annetut pulssit vaikuttaa optimaalisesti vielä klassisen pudotuksen aikana (Moliadze, Zhao, Eysel, & Funke, 2003).

TMS:n on ajateltu ehkäisevän havainnon synnyn lisäämällä ”kohinaa” aivoihin, niin että alkuperäisen signaalin erottuminen kohinasta kärsii (Ruzzoli, Marzi, & Miniussi, 2010; Schwarzkopf, Silvanto, & Rees, 2011). Heikon kohinan lisääminen vahvistaisi heikkoa

signaalia, ja voisi täten aiheuttaa suoritustason nousuja (Abrahamyan, Clifford, Arabzadeh & Harris 2011, 2015). Tässä tutkimuksessa suhteellisen vahva TMS vaikutti näköhavaintoon estäen sen synnyn lisäämällä arvaustodennäköisyyttä samalla, kun virheen keskihajonta pysyi vakiona. Vastaavia tuloksia on saatu häiritsemällä näköhavainnon syntyä tutkimuksessa, jossa ärsykkeen havaitsemista häirittiin esittämällä visuaalista kohinaa sisältävä maski lähes samassa aikaikkunassa ärsykkeen kanssa (Agaoglu, Agaoglu, Breitmeyer & Ogmen, 2015). Oletus, että TMS:n vaikutusmekanismi perustuu kohinan lisääntymiseen, tuntuu siis uskottavalta tämän tutkimuksen valossa.

Tutkimuksen TMS-osassa virheen keskihajonta oli vakio, eli TMS ei vaikuttanut merkittävästi havainnon tarkkuuteen. Vaikka virheen keskihajonnan ja arvaustodennäköisyyden perusteella tietoisuus vaikutti toimivan kaikki-tai-ei-mitään -periaatteella, subjektiivista kokemusta kysyttäessä koehenkilöt kuitenkin käyttivät neliportaisen skaalan kaikkia vaihtoehtoja. Joko koehenkilöt siis kokivat subjektiivisen mittarin mukaan olevansa eri asteittaisesti tietoisia ärsykkeistä, tai sitten asteikkoa käytettiin laajasti, koska koehenkilöt ollettivat tutkimustilanteessa sen olevan toivottavaa.

Tutkimuksen kontrastikokeen tarkoitus oli selvittää, saadaanko menetelmällä esiin havainnon tarkkuuden heikentyminen, ja tätä kautta saada selvyys siitä, olisiko ensimmäisessä tutkimuksessa käytetty menetelmä ollut tarpeeksi herkkä havaitsemaan myös asteittaista vaihtelua. Kontrasti vaikutti subjektiiviseen kokemukseen ja arvaustodennäköisyyteen sekä lisäsi virhejakauman keskihajontaa. Täten kontrasti vaikutti asteittaisesti havainnon tarkkuuteen, eli koehenkilö näyttäisi olleen asteittaisesti tietoinen näkemistään ärsykkeistä. Tulokset tukevat ajatusta, jossa TMS ja kontrasti vaikuttaisivat havaintoon eri tavoin; TMS lisäten aivoihin kohinaa ja heikentäen signaalin erottumista kohinasta ja kontrasti heikentäen signaalin vahvuutta.

4.3. Keskeisten tulosten suhde eri tietoisuusteorioihin

Viime aikoina on keskusteltu paljon siitä, toimiiko tietoisuus itsessään asteittaisesti vai kaikki-tai-ei-mitään -periaatteella (Asplund, Fougny, Zughni, Martin, & Marois, 2014;

Fazekas and Overgaard, 2017; Kouider, de Gardelle, Sackur, & Dupoux, 2010). Osassa tietoisuutta koskevista teorioista visuaalinen tietoisuus – eli kokemus siitä, että on nähnyt jotain – on nähty jatkumona (Moutoussis & Zeki, 2002; Nieuwenhuis & Kleijn, 2011). Toisten teorioiden mukaan visuaalinen tietoisuus toimisi kaikki-tai-ei-mitään -periaatteella, eli havaitsija olisi joko kokonaan tietoinen tai ei ollenkaan tietoinen (Lamme, Supér, Landman, Roelfsema & Spekreijse; Lamme, 2003).

Vaikka tutkimusten tuloksista ei suoraan voida vetää johtopäätöksiä tietoisuudesta kokonaisuutena, vaan tämä tutkimus keskittyy visuaalisen tietoisuuden mekanismeihin varhaisella näköaivokuorella, voisi tutkimustulosten valossa olettaa, että varhaisilla tietoa käsittelevillä alueilla tietoisuuden mekanismit toimivat kaikki-tai-ei-mitään -periaatteella. Tietoisien kokemuksen syntyminen ylemmillä tasoilla on kuitenkin edelleen mysteeri. Esimerkiksi Fazekas ja Overgaard (2017) ehdottavat, että tietoisuus muodostuisi eri osista, joten kokija voisi olla kokonaisuudesta osin tietoinen. Kokija voisi siis olla tietoinen yksittäisistä kirjaimista ja muodoista, josta ne koostuvat, mutta silti kykenemätön olemaan tietoinen kokonaisuudesta, kuten sanan merkityksestä (Kouider, de Gardelle, Sackur, & Dupoux, 2010). Teoriassa tietoisuus voisi olla asteittaista tiedonkäsittelyn loppuvaiheessa tai muilla aivoalueilla, jos alkupään tiedonkäsittelyä ei ole häiritetty.

Koska TMS ei heikentänyt havainnon tarkkuutta klassisen pudotuksen loppuosassa, vaan pyyhki sen kokonaisuudessaan pois, ei Campanan ja Tallon-Baudryn (2013) teoriaa tietoisuudesta voi tutkimuksen valossa pitää uskottavana. Mikäli klassisen pudotuksen loppuosassa vastaisi tietoisuuden tarkan sisällön määrittämisestä, kuten teorian perusteella voisi ennustaa, olisi TMS:n aiheuttaman virheen keskihajonnan pitänyt olla pudotuksen loppuosassa suurempi kuin sen alkuosassa. Tällaisia eroja ei tässä tutkimuksessa löydetty.

Tutkimustulosten suhde Lammen teoriaan (Lamme & Roelfsema, 2000; Lamme, 2003), on epäselvä, sillä teoriasta ei voi suoraan johtaa hypoteesia siitä, miten virheen keskihajonta vaihtelisi eri tiedonkäsittelyn vaiheissa. Ongelmallista Lammen teorian kannalta kuitenkin on klassisen pudotuksen ajoittuminen. Klassinen pudotus oli tutkimuksessa syvimmillään noin 90 ms:n kohdalla, eli aikana, jolloin Lammen mukaan eteenpäin suun-

tautuvan tiedonkäsittelyn varhaisella aivokuorella tulisi olla pääasiassa ohi. Jos tutkimustulokset tukisivat paremmin Lammen teoriaa, olisi pudotus ollut syvimmillään noin 60 ms:n kohdalla.

4.4 Luotettavuuden arviointi ja jatkotutkimuksen tarve

Tämän tutkimuksen tulokset ovat linjassa aikaisempi tulosten kanssa. Klassisen pudotuksen replikointi onnistui, ja koehenkilöiden kokemus siitä, kuinka hyvin he olivat nähneet ärsykkeet, laski oletetusti kun koehenkilöiden arvaustodennäköisyys kasvoi. Tutkimuksessa saatuja tuloksia voidaan kaiken kaikkiaan pitää luotettavina. Muut mahdolliset selittävät tekijät oli kontrolloitu asianmukaisesti, ja ensimmäisen tutkimuksen tulosten voidaankin päätellä johtuneen nimenomaan TMS:n vaikutuksista aivotoimintaan.

Tutkimuksessa käytetty otoskoko vastaa saman tyyppisissä TMS-tutkimuksissa käytettyjen koehenkilöiden määrää (esim. de Graaf, Herring, & Sack, 2011; Duecker, de Graaf, Jacobs, & Sack, 2013; Koivisto, Railo, & Salminen-Vaparanta, 2011; Railo, & Koivisto, 2012 & Ruzzoli, Marzi, & Miniussi, 2010). TMS-pulssit kohdennettiin haluttuun paikkaan koehenkilöiden aivokuvien perusteella. Tätä on pidetty tarkimpana tapana määrittää stimuloitavan alueen oikeellisuus (de Graaf, Koivisto, Jacobs, & Sack, 2014). Tutkimuksessa käytettiin kahdeksikon muotoista kelaa, jonka on todettu kohdistavan pulssit rajatumalle alueelle kuin esimerkiksi ympyrän muotoinen kelan (Wassermann, Epstein, & Ziemann, 2008). Kahdeksikon muotoisen kelan käyttöä suositellaan TMS-tutkimuksissa. Lisäksi käytössä olleen NBS-navigointimenetelmän luotettavuutta on tutkittu aikaisemmin, ja se on todettu toimivaksi (Salminen-Vaparanta, Noreika, Revonsuo, Koivisto & Vanni, 2012b).

Intensiteetti, jolla TMS-pulssit annettiin oli 65 %. Vastaavissa tutkimuksissa käytetään usein 65–80 %:n intensiteettiä. Tutkimuksen asetelman voidaan siis todeta olleen näiltäkin osin yhteneväinen aikaisempien tutkimusten kanssa (Camprodon, Zohary, & Brodbeck, 2010; Dugué, 2011; Juan & Walsh; de Graaf, Cornelsen, Jacobs, C, & Sack, 2011; Jacobs, Goebel, & Sack, 2012; Koivisto & Silvanto, 2012; Railo & Koivisto, 2012).

Tutkimuksessa käytettiin kontrollina sekä tilannetta, jossa TMS-pulsseja ei annettu ollenkaan, että tilannetta, jolla pulssit annettiin ipsilateraalille puolelle. Tulokset olivat linjassa keskenään. Pelkästään sellaisten tilanteiden, joissa TMS-pulsseja ei annettu, käyttäminen vertailukohtana ei olisi taannut varmuutta siitä, että erot johtuivat TMS:n vaikutuksista aivoihin, eivätkä esimerkiksi TMS:n aiheuttamista äänistä tai muista sensorisista tuntemuksista (Salminen-Vaparanta, Noreika, Revonsuo, Koivisto & Vanni, 2012b). Ipsilateraalien kontrollin huono puoli tuli esiin subjektiivisen tietoisuuden kokemuksen yhteydessä. Koska TMS-pulsseja annettaessa magneettikenttä on suhteellisen laaja, annetut pulssit saattavat vaikuttaa myös ipsilateraalisesti esitettyjen ärsykkeiden prosessointiin. Tulokset olivat kuitenkin samansuuntaiset riippumatta siitä, tutkittiinko eroja suhteessa tilanteeseen, jossa pulsseja ei annettu, vai kontra- ja ipsilateraalista puolta vertaillen. Voidaan siis ajatella, että tulokset selittyvät nimenomaan TMS:n aiheuttamien neuraalisten vaikutusten perusteella.

Koehenkilöiden subjektiivisen kokemuksen mittaamiseen käytettiin neliportaista PAS:iin perustuvaa skaalaa (Ramsøy ja Overgaardin, 2004). PAS-skaalaa voidaan pitää suhteellisen luotettavana tapana mitata koehenkilöiden subjektiivista tietoisuuden kokemusta. Skaala on muodostettu koehenkilöiden kokemusten perusteella, ja koehenkilöiden kokemuksen mukaan on neliportainen skaala selkeämpi ja toimivampi kuin kolme- tai viisiportainen skaala. Ramsøy ja Overgaardin (2004) tutkimuksessa koehenkilöt kokivat yli neliportaisen skaalan hämmentäväksi eikä se lisännyt datan käytettävyyttä. Skaalan käytössä on kuitenkin eroja yksilöiden välillä: toiset käyttivät suurilta osin ääripäitä, ja osa käytti niitä varovaisemmin. Osa koehenkilöistä kertoi suullisesti koetilanteessa, etteivät he olleet aina täysin varmoja siitä, milloin halusivat käyttää skaalan mitäkin porrasta.

Tutkimuksessa joidenkin koehenkilöiden kohdalla oli haasteita määrittää tarkka visuaalisen tietoisuuden kynnyksen. TMS-kokeessa tämä näkyi siten, että muutamalle koehenkilölle matalammalla kontrastilla näytetty ärsyke oli selvästi liian helppo, mutta matalimman kontrastin ärsyke taas selvästi liian vaikea. Näissä tapauksissa päädyttiin käyttämään matalamman tason kontrastia (Weber-kontrasti -0.77). Loppujen lopuksi yhdelläkään koehenkilöllä ei käytetty matalimman tason kontrastia, koska kukaan tutkittava ei havainnut sitä tarpeeksi hyvin. Liian helpon ärsykkeen käyttäminen kuitenkin saattoi osaltaan johtaa

ns. *kattovaikutukseen*. Tämän seurauksena tilastollisesti merkitsevää suorituksen parantumista ipsilateraalisti esitettyjen ärsykkeiden kohdalla arvaustodennäköisyyden pienentymisessä ei löytynyt, vaikka eroa oli nähtävissä subjektiivisessa kokemuksessa. Osa koehenkilöistä raportoi, että taustan ja näytetyn ärsykkeen välinen kontrastiero oli suurempi TMS:n kanssa kuin tilanteessa, jossa TMS-pulseja ei annettu ollenkaan, ja tämän takia ärsyke oli toisinaan helpommin havaittavissa TMS:n avulla.

TMS-tutkimuksessa saatiin merkitseviä tuloksia, joiden mukaan subjektiivinen tietoisuuden kokemus parani noin 30 ms ennen ärsykkeen ilmestymistä ipsilateraalisti esitettyjen ärsykkeiden kohdalla. Subjektiivisen tietoisuuden paraneminen pelkällä ipsilateraalilla puolella on jossain määrin yllättävä tulos. Jatkossa olisikin tärkeää tutkia, saadaanko vastaava efekti näkyviin kontralateraalilla puolella ja myös arvaustodennäköisyyttä tai virheen määrää mittaavilla mittareilla. Näin voitaisiin varmistaa, että subjektiivisen kokemuksen paraneminen ipsilateraalilla puolella johtui TMS:n vaikutuksista eikä muista tekijöistä, kuten sattumasta. Tätä voitaisiin tutkia antamalla heikompia TMS-pulseja vaikeammin havaittavien ärsykkeiden kohdalla mahdollisen kattovaikutuksen välttämiseksi. Näkyisivätkö laadulliset erot vain siinä, että koehenkilöt joutuvat antamaan täysin arvaukseen perustuvia vastauksia vähemmän, vai voisiko heikko TMS pienentää virhejakauman keskihajontaa eli parantaisi havainnon tarkkuutta?

Kokeen aikana osa koehenkilöistä raportoi näkevänsä ärsykkeet paremmin, koska TMS:n avulla ärsykkeen ja taustan välinen kontrastiero tuntui suuremmalta. TMS:n on ajateltu lisäävän kohinaa aivoihin (Ruzzoli, Marzi, & Miniussi, 2010; Schwarzkopf, Silvanto, & Rees, 2011) siten, että heikko kohina lisäisi signaalin voimakkuutta. Periaatteessa on mahdollista, että kohina voimistaisi tietyissä tapauksissa myös läpipääsevän signaalin voimakkuutta siten, että kontrasti tuntuisi voimakkaammalta. Jatkossa voisikin tutkia suoraan, näkevätkö koehenkilöt testiärsykkeet tummempina esimerkiksi koeasetelmalla, jossa koehenkilö joutuu itse määrittämään mahdollisimman tarkasti testiärsykkeen kontrastin. Mikäli koehenkilö määrittäisi systemaattisesti testiärsykkeet tummemmiksi kuin kohdeärsykkeet tilanteissa, jossa TMS-pulseja annettiin, verrattuna tilanteisiin, jossa TMS-pulseja ei annettu, voitaisiin TMS:n päätellä voimistaneen signaalia ja näin vaikuttaneen subjektiiviseen kokemukseen siitä, kuinka hyvin ärsyke havaittiin.

Siinä missä ensimmäisessä osassa käytetty TMS vaikutti havaintoon kaikki-tai-ei-mitään-periaatteella, tutkimuksen toisessa osassa käytetty kontrasti vaikutti havainnon tarkkuuteen asteittaisesti. Ero tutkimusten tulosten välillä oli odotettava, sillä mekanismi, jolla TMS ehkäisee havainnon syntyä, on erilainen kuin tilanteessa, jossa vain varioidaan ärsykkeen kontrastia. Tutkimuksen toisen osan tarkoitus olikin osoittaa, että Mixture Modeling sopii menetelmänä myös tilanteisiin, joissa on tarkoitus havaita asteittaisia eroja. Mixture Modelingilla mallinnetusta datasta saatiin kontrastikokeessa näkyviin asteittainen vaihtelu, joten menetelmä olisi kyennyt havaitsemaan TMS:n aiheuttaman asteittaisen vaihtelun myös TMS-kokeessa, mikäli asteittaista vaihtelua olisi ollut. Tuloksista voidaan myös päätellä, että siinä missä TMS vaikuttaa aivojen signaali-kohina -suhteeseen lisäämällä kohinaa, kontrastin variointi vaikuttaa signaalin voimakkuuteen.

Varhainen näköaivokuori vastaa yksinkertaisimpien näköärsykkeiden, kuten tässäkin tutkimuksessa käytetyn orientaatiokulman havaitsemisesta. Vaikka tietoisuuteen johtavat mekanismit alimmalla tasolla vaikuttaisivat olevan dikotomisista, saattavat ne ylemmillä tasoilla ja monimutkaisempien ärsykkeiden kohdalla olla asteittaisia. Olisikin syytä tutkia, löytyykö tietoisuudesta eri asteita monimutkaisempaa prosessointia vaativissa tehtävissä. Toisin sanottuna tiedonkäsittelyn loppuvaiheessa tietoisuus voisi olla asteittaista, jos alkupään tiedonkäsittelyä ei häiritä. Voi myös olla, että ärsykkeen joitain piirteitä pystyttäisiin havaitsemaan tietoisesti siitä huolimatta, että osa niistä jäisi havaitsematta. Jatkossa tulisikin tutkia esimerkiksi sitä, onko mahdollista havaita suunta, johon ärsyke liikkuu, vaikka ärsykkeen väri jäisi näkemättä tai toisin päin.

4.3 Yhteenveto

TMS-tutkimuksessa varhaisen näköaivokuoren häiritseminen vaikutti sekä todennäköisyyteen, jolla koehenkilö joutui arvaamaan vastauksen, että koehenkilön subjektiiviseen kokemukseen siitä kuinka hyvin hän koki nähneensä ärsykkeen 60–120 ms aikaikkunoissa. TMS vaikutti varhaiseen näköaivokuoreen dikotomisesti estäen koko havainnon tai ei vaikuttanut siihen lainkaan, jos ärsyke havaittiin. Kontrastikokeessa taas havaittiin asteittaista vaihtelua havainnon tarkkuudessa. Tulos viittaa siihen, että mekanismit, joilla kontrastin vaihtelu vaikuttaa havaintoon ovat erilaiset kuin mekanismit, joilla TMS vaikuttaa.

Lähteet

- Abrahamyan, A., Clifford, C., Arabzadeh, E., & Harris, J. (2011). Improving visual sensitivity with subthreshold transcranial magnetic stimulation. *Journal of Neuroscience*, *31*, 3290-3294.
- Abrahamyan, A., Clifford, C., Arabzadeh, E., & Harris, J. (2015). Low intensity TMS enhances perception of visual stimuli. *Brain Stimulation*, *6*, 1175-1182.
- Agaoglu, S., Agaoglu, M., Breitmeyer, B., & Ogmen, H. (2015). A statistical perspective to visual masking. *Vision Research*, *115*, 23-39.
- Amassian, V., Cracco, R., Maccabee, P., Carcco, J., Rudell, A., & Eberle, L. (1989). Suppression of visual perception by magnetic coil stimulation of human occipital cortex. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, *74*, 458-462.
- Asplund, C., Fougner, D., Zughni, S., Martin, J., & Marois, R. (2014). The attentional blink reveals the probabilistic nature of discrete conscious perception, *Psychological Science*, *25*, 824-831.
- Baker, D., Meese, T., & Hess, R. (2008). Contrast masking in strabismic amblyopia: Attenuation, noise, interocular suppression and binocular summation. *Vision Research*, *48*, 1625-1640.
- Beckers, G., & Hömberg, V. (1991). Impairment of visual perception and visual short-term memory scanning by transcranial magnetic stimulation of occipital cortex. *Experimental Brain Research*, *87*, 421-432.
- Bex, P., Mareschal, I., & Dakin, S. (2007). Contrast gain control in natural scenes. *Journal of Vision*, *31*, 12.1-12.12
- Boehler, C., Schoenfeld, M., Heinze, H-J., & Hopf, J-M. (2008). Rapid recurrent processing gates awareness in primary visual cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *25*, 8742-8747.
- Bullier, J., McCourt, M., & Henry, G. (1988). Physiological studies of the feedback connection to the striate cortex from cortical areas 18 and 19 of the cat. *Experimental Brain Research*, *70*, 90-98.
- Campana, F., & Tallon-Baudry, C. (2013). Anchoring visual subjective experience in neural model: The coarse vividness hypothesis. *Neuropsychologia*, *51*, 1050-1060.
- Camprodon, J., Zohary, E., & Brodbeck, V. (2010). Two Phases of V1 activity for visual recognition of natural images. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *22*, 1262-1269.

- Corthout, E., Uttl, B., Juan, C.H., Hallett, M., & Cowey, A. (2000). Suppression of vision by transcranial magnetic stimulation: a third mechanism. *NeuroReport*, *11*, 2345-2349.
- Corthout, E., Uttl, B., Walsh, V., Hallett, M., & Cowey, A. (1999). Timing of activity in early visual cortex as revealed by transcranial magnetic stimulation. *NeuroReport*, *10*, 2631-2634.
- de Graaf, T., Cornelsen, S., Jacobs, C., & Sack, A. (2011). TMS effects on subjective and objective measures of vision: Stimulation intensity and pre- versus poststimulus masking. *Consciousness and Cognition*, *20*, 1244-1255.
- de Graaf, T., Goabel, R., & Sack, A. (2012). Feedforward and quick recurrent processes in early visual cortex revealed by TMS? *NeuroImage*, *61*, 651-659.
- de Graaf, T., Herring, J., & Sack, A. (2011). A chronometric exploration of high-resolution 'sensitive TMS masking' effects on subjective and objective measures of vision. *Experimental Brain Research*, *209*, 19-27.
- de Graaf, T., Koivisto, M., Jacobs, C., & Sack, A. T. (2014). The chronometry of visual perception: Review of occipital TMS masking studies. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *45*, 295-304.
- de Graaf, T. & Sack, A. (2010). Null results in TMS: From absence of evidence to evidence to evidence of absence. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, *35*, 871-877.
- Duecker, F., de Graaf, T., Jacobs, C., & Sack, A. (2013). Time- and task-dependent non-neural effects of real and sham TMS. *PlosOne*, *8*, e73813.
- Emmanouil, T., Avigan, P., Persuh, M., & Ro, T. (2013). Saliency affects feedforward more than feedback processing in early visual cortex. *Neuropsychologia*, *51*, 1497-1503.
- Fazekas, P., & Overgaard, M. (2017). A Multi-factor account of degrees of awareness. *Cognitive Science*, *42*, 1833-1859.
- Harrison, G., Rajsic, J., & Wilson, D. (2016). Object-substitution masking degrades the quality of conscious objects representations. *Psychonomic Bulletin and Review*, *23*, 180-186.
- Hochstein, S., & Ahissar, M. (2002). View from the top: hierarchies and reverse hierarchies in the visual system. *Neuron*, *36*, 791-804.
- Hubel, D., & Wiesel, T. (1962). Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *The Journal of Physiology*, *160*, 106-154.
- Hubel, D., & Wiesel, T. (1968). Receptive fields and functional architecture of monkey

- striate cortex. *Journal of Physiology*, 195, 215-243.
- Hurme, M., Koivisto, M., Revonsuo, A., & Railo, H. (2017). Early processing in primary visual cortex necessary for conscious and unconscious vision, while late processing is necessary only for conscious vision in neurologically healthy humans. *NeuroImage*, 150, 230-238.
- Jacobs, C., de Graaf, T., & Sack, A. (2014). Two distinct neural mechanisms in early visual cortex. *Cortex*, 59, 1-11.
- Jacobs, C., Goebel, R., & Sack, A. (2012). Visual awareness suppression by prestimulus brain stimulation; a neural effect. *NeuroImage*, 59, 616-624.
- Juan, C-H., & Walsh, V. (2003). Feedback to V1: a reverse hierarchy in vision. *Experimental Brain Research*, 150, 259-263.
- Kammer, T., Puls, K., Erb, M., & Grodd, W. (2005). Transcranial magnetic stimulation in the visual system II. Characterization of induced phosphenes and scotomas. *Experimental Brain Research*, 160, 129-140.
- Kammer, T., Puls, K., Strasburg, H., Hill, N.J., & Wichmann, F.A. (2005). Transcranial magnetic stimulation in the visual system. I. The psychophysics of visual suppression. *Experimental Brain Research*, 160, 118-128.
- Kammer, T. (2007). Visual masking by transcranial magnetic stimulation in the first 80 milliseconds. *Advances in Cognitive Psychology*, 3, 177-179.
- Koivisto, M., Henrikson, L., Revonsuo, A., & Railo, H. (2012). Unconscious response priming by shape depends on geniculostriate visual projection. *European Journal of Neuroscience*, 35, 623-633.
- Koivisto, M., Mäntylä, T., & Silvanto, J. (2010). The role of early visual cortex (V1/V2) in conscious and unconscious visual perception. *NeuroImage*, 51, 828-834.
- Koivisto, M., Railo, H., Revonsuo, A., Vanni, S., & Salminen-Vaparanta, N. (2011). Recurrent processing in V1/V2 contributes to categorization of natural scenes. *The Journal of Neuroscience*, 31, 2488-2492.
- Koivisto, M., Railo, H., & Salminen-Vaparanta, N. (2011). Transcranial magnetic stimulation of early visual cortex interferes with subjective visual awareness and objective forced-choice performance. *Consciousness and Cognition*, 20, 288-298.
- Koivisto, M., & Silvanto, J. (2012). Visual feature binding: the critical time windows of V1/V2 and parietal activity. *NeuroImage*, 59, 1608-1614.
- Kouider, S., de Gardelle, V., Sackur, J., & Dupoux, E. (2010). How rich is consciousness? The partial awareness hypothesis. *Trends in Cognitive Sciences*,

14, 301-307.

- Lalli, S., Hussain, Z., Ayub, A., Carcco, R. Q., Bodis-Wollner, I., & Amassian, V. E. (2006). Role of the Calcarine cortex (V1) in perception of visual cues for saccades. *Clinical Neurophysiology*, *9*, 2030-2038.
- Lamme, V. (2003). Why visual attention and awareness are different. *Trends in Cognitive Sciences*, *7*, 12-18.
- Lamme, V., & Roelfsema, P. (2000). The distinct modes of vision offered by feedforward and recurrent processing. *Trends in Neurosciences*, *11*, 571-579.
- Lamme, V., Supér, H., Landman, R., Roelfsema, P., & Spekreijse, H. (2000). The role of primary visual cortex (V1) in visual awareness. *Vision Research*, *40*, 1507-1521.
- Moliadze, V., Zhao, Y., Eysel, U., & Funke, K. (2003). Effect of transcranial magnetic stimulation on single-unit activity in the cat primary visual cortex. *The Journal of Physiology*, *553*, 665-679.
- Moutoussis, K., & Zeki, S. (2002). The relationship between cortical activation and perception investigated with invisible stimuli. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *14*, 9527-9532.
- Nieuwenhuis, S., & Klejn, R. (2011). Consciousness of targets during the attentional blink: a gradual or all-or-none? *Attention, Perception & Psychophysics*, *73*, 364-373.
- Railo, H., & Koivisto, M. (2012). Two means of suppressing visual awareness: A direct comparison of visual masking and transcranial magnetic stimulation. *Cortex*, *48*, 333-343.
- Ramsøy T. Z., & Overgaard, M. (2004). Introspection and subliminal perception. *Phenomenology and the Cognitive Sciences*, *3*, 1-23.
- Ruzzoli, M., Marzi, C., & Miniussi, C. (2010). The Neural Mechanisms of the Effects of Transcranial Magnetic Stimulation on Perception. *Journal of Neurophysiology*, *103*, 2982-2989.
- Salminen-Vaparanta, N., Koivisto, M., Noreika, V., Vanni, S., & Revonsuo, A. (2012a). Neuronavigated transcranial magnetic stimulation suggests that area V2 is necessary for visual Awareness. *Neuropsychologia*, *50*, 1621-1627.
- Salminen-Vaparanta, N., Noreika, V., Revonsuo, A., Koivisto, M., & Vanni, S. (2012b). Is selective primary visual cortex stimulation achievable with TMS? *Human Brain Mapping*, *33*, 652-665.
- Schwarzkopf, D., Silvanto, J., & Rees, G. 2011. Stochastic Resonance Effects Reveal the Neural Mechanisms of Transcranial Magnetic Stimulation. *The Journal of Neuroscience*, *31*, 3143-3147.

- Suchow, Jordan W., Timothy F. Brady, Daryl Fougny, and George A. Alvarez. (2013). Modeling visual working memory with the MemToolbox, *Journal of Vision*, 13.
- Thielscher, A., Reichenbach, A., Uğurbil, K., & Uludağ, K. (2010). The Cortical Site of Visual Suppression by Transcranial Magnetic Stimulation, *Cerebral Cortex*, 20, 328-338.
- Zhang, W. & Luck, S. (2008). Discrete fixed-resolution representations in visual working memory. *Nature*, 453, 233-235.
- Zhang, Y., Pham, B. T., & Eckstein, M. P. (2006). The effect of nonlinear visual system components on performance of channelized hotelling observer in structured backgrounds. *Transactions on Medical Imaging*, 25, 1248-1362
- Vanni, S., Warnking, J., Dojat, M., Delon-Martin, C., Bullier, J., & Segebarth, C. (2004). Sequence of pattern onset responses in the human visual areas: an fMRI
- Wassermann, E., Epstein, C., & Ziemann, U. (2008). *Oxford handbook of Transcranial stimulation*. Oxford University Press. Oxford, Yhdistyneet kuningaskunnat.